ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 91

10

ОКТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2006

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **Т. В. Егорова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *Е. С. Глухманчук*, *О. В. Гусихина* и *Я. Л. Сухова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 91, № 9: 25.09.2006.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 14.09.2006. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.7. Уч.-изд. л. 16.2. Тираж 410 экз. Тип. зак. № 590. С 211

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.nauka.nw.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 581.9 (574.5)

© Е. Б. Поспелова, И. Н. Поспелов

ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫЕ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ ВО ФЛОРЕ ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР

E. B. POSPELOVA, I. N. POSPELOV. LITTORAL AND AQUATIC VASCULAR PLANTS OF TAIMYR PENINSULA

Государственный природный биосферный заповедник «Таймырский»
Таймырский автономный округ, с. Хатанга, Советская ул., д. 18
E-mail: taimyr@orc.ru
Поступила 14.02.2006

Проведен обзор прибрежно-водных растений (ПВР), встречающихся на территории п-ова Таймыр, составленный по собственным наблюдениям и литературным данным. Все 87 видов ПВР объединены в 5 экологических групп видов: собственно водные, околоводные, водно-болотные, отмельные и приморские галофильные. Рассматривается характер их распространения от крайнего юга (северо-таежная подзона и горы Путорана и Анабарского плато) до полярных пустынь; показано изменение таксономической и географической структуры ПВР с юга на север. Обсуждаются возможные пути расселения водных растений в тундровой зоне.
Ключевые слова: прибрежно-водные растения, гидрофиты, флора Таймыра, гидроботаника.

Несмотря на большие площади, занимаемые в Арктике и Субарктике водоемами — озерами, полупроточными ручьями, старицами рек, полигонами и термокарстовыми понижениями болот, — арктическая флора бедна гидрофитами, да и разнообразие прибрежной флоры на Севере невелико. С одной стороны, это связано с климатическими особенностями северных территорий (низкие летние и особенно зимние температуры, промерзание до дна мелких водоемов), с другой — с историческими причинами: флора тундровой зоны — молодое в историческом отношении образование, и большинство водных видов, характеризующихся широким, космополитным или циркумголарктическим распространением, еще не успели продвинуться на север и образовать в этих непростых условиях специфические, приспособленные к ним формы.

Тем не менее прибрежно-водные растения — один из важных компонентов северных экосистем, учитывая развитую гидросеть и заозеренность северных территорий. Поселяясь в обводненных полигонах болот и термокарстовых западинах, они способствуют их зарастанию и образованию органогенных торфянистых горизонтов, играя огромную роль в общей динамике болотных комплексов, переходу болот от полигонально-валиковых к бугристым, а на юге Арктики — на стадии бугристых торфяников, в процессах торфообразования и формирования болотных и тундрово-болотных почв. Столь же высока роль их в сингенетических сукцессиях, начинающихся с зарастания отмелей и последующего формирования на них луговой или болотной растительности.

Водные и прибрежно-водные растения — основная кормовая база водоплавающих птиц, гнездящихся в тундрах, — гусеобразных, уток и некоторых других, в том

числе таких редких, внесенных в Красную книгу России видов, как краснозобая казарка, пискулька, черная казарка, малый лебедь. Многие птицы используют прибрежно-водные заросли в качестве стации гнездования, а сами растения — как материал для постройки гнезд. Молодые побеги злаков, осок и пушиц — излюбленный корм сибирского лемминга, а в лесотундре и северной тайге — водяной полевки и ондатры. И конечно, растения во многом создают среду обитания для ихтиофауны, наиболее ценные породы рыб Севера — чир, сиг, муксун — практически облигатные фитофаги. Среди всех северных экосистем прибрежно-водные характеризуются наиболее высокой биомассой.

На п-ове Таймыр крупные водоемы представлены преимущественно олиготрофными моренными и тектоническими (в горах) озерами (Таймыр, Кунгасалах, горные озера Левинсон-Лессинга, Щель и др.), состав прибрежно-водной флоры которых беден; однако мелкие (полигоны болот и термокарстовые озера) обычно относятся к дистрофному типу, вода в них обогащена гуминовыми кислотами. На севере для них характерно почти полное отсутствие водных растений, но хорошо развита прибрежно-водная растительность, которая, в частности, служит кормовой базой для многочисленных птиц. Но часто в массивах полигональных болот, особенно на юге, попадаются и сплошь заросшие мелкие озерки, вода которых явно имеет более высокую трофность, в них появляются *Myriophyllum sibiricum*,[1] некоторые рдесты. Для зоны распространения известняков, что свойственно горам северного обрамления плато Анабарского и Путорана, а местами и горам Бырранга, характерны слабоевтрофные водоемы, где растительность в прибрежно-водной зоне значительно богаче. И среди сухопутных растений в предгорьях Бырранги в зоне карбонатного стока на болотистых шлейфах часто растут более южные, евтрофные виды осок и пушиц (*Carex atrofusca*, *C. redowskiana*, *Eriophorum brachyantherum* и др.).

В распространении водных растений большую роль играет и температура воды, с которой связана почти полная безжизненность крупных и глубоких, холодных озер, вода в которых даже в самое теплое время не прогревается выше 5—8 °С, мелкие же озерки с торфянистым дном в теплые дни нагреваются до 13—15 °С, а на юге и выше. Температура является тем барьером, который непреодолим для распространения на север многих бореальных видов, хотя оно постепенно и происходит, как мы увидим далее, особенно в последние годы.

В большинстве опубликованных списков локальных флор п-ова Таймыр гидрофиты представлены слабо. Дело в том, что только при планомерной систематической инвентаризации флоры территории коллекторы обследовали водоемы полностью, а не только по их периметру. Если сборы проводились попутно с геоботаническим обследованием или картированием пастбищных угодий (а так чаще всего и было), водоемы упускались из виду. И только в ходе комплексных стационарных работ, развернувшихся на Таймыре в 1960—1970-х годах (стационары Тарея, Ары-Мас, Кресты, Бикада), гидрофиты стали выявляться достаточно полно.

Материал и методика

Начиная с 1990 г. мы начали проводить систематическую инвентаризацию флоры заповедника «Таймырский», постепенно расширяя ее за счет окружающих территорий. В результате к настоящему времени имеются списки флор 20 ключе-

[1] Латинские названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

вых участков, расположенных от арктических тундр на севере до горных северо-таежных лесов на юге. Они изучены с высокой степенью детальности, поскольку обследование проводилось на основе крупномасштабных ландшафтных карт; при этом водоемам уделялось особое внимание как наиболее специализированным экотопам. Это позволило выявить самые северные на сегодняшний момент местонахождения некоторых прибрежно-водных видов: *Myriophyllum sibiricum* (74°50′ с. ш.), *Eleocharis acicularis* (73°45′), *Batrachium aquatile* (73°50′), *B. eradicatum*, *Hippuris vulgaris*, *Chrysosplenium tetrandrum* (75°20′), *Callitriche hermaphroditica*, *Rorippa palustris* (72°35′), *Ranunculus reptans* (74°07′), *Utricularia vulgaris*, *Juncus alpino-articulatus* (71°10′), *Equisetum fluviatile*, *E. palustre* (72°48′), *Alopecurus aequalis* (71°05′).

Результаты и обсуждение

В результате с учетом ранее опубликованных списков, сборов, имеющихся в Гербариях Московского гос. университета им. М. В. Ломоносова (МГУ) и Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, и картографических материалов, представленных в региональных сводках — Арктическая флора СССР (1960—1987), Флора Сибири (1987—2003), — удалось выявить 87 видов (табл. 1) прибрежно-водной флоры (около 10 % всей сосудистой флоры Таймыра), распространенных на территории Таймырского автономного округа от горных северо-таежных лесов

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость прибрежно-водных растений в природных зонах и подзонах Таймыра

Виды	Природные зоны и подзоны					
	СТ	ЛТ	ЮТ	ТТ	АТ	ПП
	Собственно водные					
Sparganium angustifolium	1			1		
S. hyperboreum	3	3	2	1	1	
Potamogeton alpinus	2	1				
P. berchtoldii	2					
P. friesii	1	1				
P. gramineus	3					
P. pectinatus	1	1				
P. perfoliatus	2	1	1			
P. praelongus	1	1	1			
P. pusillus	1					
P. sibiricus	1	2	2	1		
P. subretusus	1	2	2			
P. vaginatus			1			
Lemna trisulca	3	1	1			
Batrachium aquatile	2	2	1	1		
B. eradicatum	3	2	2	2	1	
B. trichophyllum	1	1	1	1		
Callitriche hermaphroditica	2	1	1			
Myriophyllum sibiricum	2	2	2	2		
M. verticillatum	1	1				
Utricularia intermedia	1	1				
U. minor	2	1				
U. vulgaris	2					

Виды	Природные зоны и подзоны					
	СТ	ЛТ	ЮТ	ТТ	АТ	ПП
			Околоводные			
Equisetum fluviatile	3	2	1			
Pleuropogon sabinii	1	2	3	3	3	2
Arctophila fulva	2	3	3	3	3	1
Eleocharis acicularis	2	1	1	1		
E. palustris	2	1				
Carex aquatilis	3	2	2	1		
C. rostrata	2					
Caltha arctica	3	3	3	3	3	1
C. cespitosa		2	1	2	1	
C. palustris	3	2	1			
C. serotina	2			2		
Ranunculus gmelinii	2	2	3	3	3	
R. pallasii	1	2	2	2	1	
Comarum palustre	3	3	3	2	1	
Callitriche palustris	1	1	1			
Hippuris xlanceolata				1	1	
H. vulgaris	3	3	3	3	2	
Menyanthes trifoliata	2	2	1			
			Водно-болотные			
Equisetum palustre	3	1	1			
Dupontia fisheri	1	3	3	3	3	2
D. fisheri subsp. *pelligera*	1	1	1	1		
D. psilosantha	2	2	2	2	2	
Eriophorum medium	2	2	2	3	3	
E. angustifolium	3	3	3	3	3	1
E. russeolum	3	3	3	2	2	
E. scheuchzeri	3	3	3	3	3	1
Carex concolor	3	3	3	3	3	1
C. juncella	3	2	1			
C. saxatilis subsp. *laxa*	3	3	3	2	1	
Juncus nodulosus		1				
Rumex aquaticus	2	1	1			
Stellaria crassifolia	2	2	2	2	1	
Ranunculus repens	2	1	1	1		
Rorippa palustris	2	1	1			
Cardamine pratensis s. l.	2	3	3	2	2	1
Epilobium palustre	2	2	2	1	1	
Myosotis palustris	2	1	1			
Petasites frigidus	3	3	3	3	2	
			Отмельные			
Equisetum arvense	3	3	3	3	2	
E. variegatum	3	2	2	2	1	
Triglochin palustris	1					
Alopecurus aequalis	1					
Agrostis stolonifera	1	1				
Deschampsia sukatschewii	3	2	2	2		
D. vodopjanoviae	2	1	1	1		

Виды	Природные зоны и подзоны					
	СТ	ЛТ	ЮТ	ТТ	АТ	ПП
Carex glareosa	2	1	2	3	2	
C. maritima	1	1	2	2		
Juncus alpino-articulatis	2					
J. arcticus	2	2	2	1		
Polygonum humifusum	2	1	1			
Ranunculus hyperboreus	2	2	2	3	3	2
R. reptans	1	1	1	1		
Cochlearia lenensis		1		1	1	
Chrysosplenium tetrandrum	1	1	1	1	1	
Limosella aquatica		1	1			
Tephroseris palustris	2	3	3	2		
Приморские криогалофиты						
Calamagrostis deschampsioides			1			
Puccinellia phryganodes				1	2	1
P. tenella				1	2	
Carex glareosa				1	1	
C. subspathacea				2	2	
C. ursina				1	1	
Stellaria humifusa				1	3	1
Hippuris tetraphylla				1	1	
Всего:	73	67	60	52	36	11

Примечание. АТ — арктические тундры, ЛТ — лесотундра, ПП — полярные пустыни, СТ — северная тайга, ТТ — типичные тундры, ЮТ — южные тундры. Арабские цифры: 1 — вид встречается единично, обычно не обилен, 2 — спорадически, обилен редко; 3 — вид встречается часто, обычно обилен.

плато Путорана и Анабарского до крайних северных пределов — островных полярных пустынь.

Существует достаточно большое количество подходов к классификации прибрежно-водной растительности и соответствующих ей флористических комплексов (Садчиков, Кудряшов, 2005). Обычно во внимание принимаются такие показатели, как степень погруженности растений в воду, глубина нахождения растений в толще воды, размеры самих растений и т. д. Однако большинство авторов (Катанская, 1981; Распопов, 1985; Белавская, 1994, и др.) в первую очередь подразделяют прибрежно-водные растения на настоящие водные растения, или гидрофиты, и водно-болотные растения, или гидрогигрофиты, и уже в пределах этих крупных групп делят их по степени погруженности в воду, произрастанию на разных уровнях берегов и т. д. Но для северных территорий, где влажность поверхности на большей их части избыточная, довольно четко выделяется еще и группа растений, обычных для прибрежно-водной полосы водоемов, но широко распространенных и в плакорных сырых тундрах — это многие осоки, пушицы, ситники, ряд отмельных видов, селящихся столь же успешно у подножий (по краям?) эрозионных воронок, в нивальных нишах и на антропогенно трансформированных участках. Очень многие виды арктической флоры имеют довольно широкую экологическую амплитуду, поэтому, строго говоря, настоящими околоводными растениями можно считать лишь немногие из тех, что встречаются с той или иной степенью постоянства по берегам водоемов и гораздо реже в других местах.

Исходя из этого, мы прибрежно-водные растения объединяем в следующие экологические группы:

1. **Собственно водные** виды (гидрофиты), обитающие целиком в толще воды; сюда относятся растения, существование которых на протяжении всего жизненного цикла связано с водной средой и которые погибают при ее исчезновении (осушении озер, изменении русла рек и т. д.) — роды *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Utricularia* и т. д.

К собственно водным относится 23 вида растений. Все они — представители специализированных семейств, составленных исключительно гидрофитами (*Sparganiaceae*, *Potamogetonaceae*, *Lemnaceae*, *Haloragaceae*, *Callitrichaceae*), за исключением видов рода *Batrachium* (*Ranunculaceae*) и *Utricularia* (*Lentibulariaceae*). Кроме 4 свободноплавающих видов из родов *Lemna* и *Utricularia*, все они прикрепленные корневищные травы, в основном полностью погруженные, кроме соцветий и верхних листьев у некоторых рдестов (*Potamogeton gramineus*, *P. alpinus*) и видов рода *Sparganium*. У видов рода *Batrachium* при пересыхании водоемов иногда образуются земноводные формы. Среди них нет ни одного криофита, в большинстве своем это полизональные (12 видов — большинство видов рода *Potamogeton*, *Lemna trisulca*, *Batrachium aquatile*, *Myriophyllum verticillatum*, *Utricularia vulgaris* и др.) или бореальные (7 видов — *Utricularia minor*, *U. intermedia*, *Callitriche hermaphroditica* и др.), лишь 4 (*Potamogeton subretusus*, *P. sibiricus*, *Sparganium hyperboreum*, *Batrachium eradicatum*) имеют гипоарктический ареал, это дериваты более южных видов, продвинувшиеся наиболее далеко на север. Подавляющее большинство гидрофитов — циркумголарктические или космополитные виды, лишь один — *Potamogeton subretusus* — распространен только на территории восточной Сибири, к азиатской группе относится *P. sibiricus*, к азиатско-американской — *P. vaginatus*. Т. е. практически вся водная флора не является самобытной ни для Таймыра, ни для Сибири в целом, а представлена мигрантами, продвинувшимися в послеледниковое время из более южных областей.

Почти все гидрофиты связаны с небольшими стоячими и слабопроточными водоемами: глубокими полигонами болот, мелкими озерами, и только *Potamogeton subretusus* произрастает исключительно на мелководьях рек.

2. **Околоводные** виды, произрастающие в водоемах и в их постоянно обводненной прибрежной зоне, погруженные нижними частями в воду, но способные существовать и в некотором удалении от водоема (*Arctophila fulva*, *Pleuropogon sabinii*, *Hippuris* spsp. и др.). Иногда они образуют своеобразные сухопутные формы, морфологически отличающиеся от водной (например, подвид арктофилы — *A. fulva* subsp. *similis*).

Эта группа включает 18 видов. Спектр семейства в ней разнообразнее, среди них представлены как специализированные «водные» семейства (*Hippuridaceae*, *Callitrichaceae*, *Menyanthaceae*), так и семейства с более широкой экологической амплитудой (*Equisetaceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*). В отличие от предыдущей группы здесь довольно широко представлены автохтонные арктические виды (*Pleuropogon sabinii*, *Arctophila fulva*, *Ranunculus pallasii* и др.), а также арктические производные от широко распространенных бореальных (*Caltha cespitosa*, *C. arctica*). Доля бореальных и полизональных ниже, хотя они по-прежнему преобладают — это околоводные виды осок (*Carex aquatilis*, *C. rostrata*), *Equisetum fluviatile*, *Caltha palustris* и др. Но они стабильно присутствуют в составе прибрежных зарослей только на юге территории, в то время как арктические виды более активны в ее северной части. Так же как и в предыдущем случае, преоблада-

ют виды с циркумполярным типом ареала. Большинство из них — длиннокорневищные и ползучие травы.

3. **Водно-болотные** виды, стабильно встречающиеся в прибрежной полосе водоемов, но, помимо этого, обычные в тундрах, на болотах, в сырых лесах и кустарниках, вне водной среды. Интересно, что если осока *Carex aquatilis* относится к околоводной группе, то близкий к ней вид, многими считающийся ее подвидом, *C. concolor*, будучи обычным растением термокарстовых понижений и полигонов болот, широко распространен и в тундрах всех типов, кроме самых сухих; то же можно сказать и о многих видах пушиц. С отнесением видов к этой группе часто возникают трудности, поскольку при повышенной влажности грунта многие виды, казалось бы обязательные в прибрежной зоне водоемов, не являются сугубо прибрежно-водными, и напротив, многие типичные тундровые виды довольно часто оказываются растущими в прибрежно-водной зоне озер и болот. Поэтому набор видов в ней относительно условен.

К этой группе мы отнесли 20 видов растений. Спектр семейств этой группы значительно шире (11), но, кроме *Cyperaceae*, все они представлены 1—2 видами. Количественно разнообразнее виды некриофитной группы, но вместо бореальных активнее аркто-бореальные виды (*Cardamine pratensis*, *Eriophorum angustifolium*, *Equisetum palustre* и др.), а в южной части к ним присоединяются и бореальные (*Rumex aquaticus*, *Ranunculus repens*, *Myosotis palustris*). Гемикриофитные (*Eriophorum medium*, *Carex saxatilis* subsp. *laxa*) и криофитные (*Carex concolor*, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*) виды играют наиболее заметную роль в сложении прибрежно-водной растительности тундр. Преобладают виды с широким, циркумполярным или евразиатским типом ареала, эндемики и субэндемики в этой группе отсутствуют. Длиннокорневищные травы сохраняют лидирующее положение.

4. **Отмельные** виды, свойственные мокрым отмелям рек и озер, находящимся в период весеннего паводка или при летних подъемах воды в зоне затопления, и не выходящие за пределы этой зоны (18 видов). Сюда не включены нивальные виды, которые часто селятся на отмелях, но по сути являются растениями нивальных ниш в горах и на равнине, а также виды, широко распространенные в поймах, на более высоких, слабо и непродолжительно заливаемых террасах.

Спектр семейств довольно пестрый, сюда входят и споровые (*Equisetum arvense*, *E. palustre*), и однодольные (*Juncus arcticus*, *Deschampsia* spsp.), и двудольные (*Ranunculus hyperboreus*, *R. reptans*) растения. Географическое распространение их тоже весьма разнообразно, хотя виды некриофитной группы по-прежнему играют преобладающую роль. Большинство видов — длиннокорневищные и ползучие (представлены поровну) травы, предпочитающие сырые, илистые, илисто-песчаные, илисто-галечные обнаженные субстраты, хотя произрастают они также на прибрежных лугах, сырых оползнях, иногда и на сырых пятнах в тундре, но отмели для них все же предпочтительнее и здесь они обильнее. Есть среди них и одно-двулетние монокарпики. Только *Chrysosplenium tetrandrum* отчетливо предпочитает приозерные галечники, а *Tephroseris palustris* — илистые озерные отмели, остальные встречаются как на речных поймах, так и у озер. Распространены они в основном до подзоны типичных тундр, хотя некоторые проникают и в арктические тундры, но там уже предпочитают другие местообитания.

5. **Приморские галофильные** виды (криогалофиты). Эта небольшая (всего 8) своеобразная группа видов, свойственных болотистым затопляемым маршам побережья Северного Ледовитого океана, практически не проникающих вглубь материка, за исключением единичных местонахождений. Характерны только для побережий северных подзон, южнее типичных тундр (Сындаско, о-в Сибирякова)

не отмечены. За исключением *Hippuris tetraphylla* и *Stellaria humifusa* приморские галофиты представлены исключительно злаками (виды рода *Puccinellia*) и осоками. Какой-либо преобладающей жизненной формы среди приморских галофитов выделить нельзя.

В составе группы резко преобладают арктические виды, бореальная некриофитная группа не представлена вообще, 2 гипоарктических вида (*Carex glareosa*, *Hippuris tetraphylla*) распространены очень спорадично.

Таксономический спектр прибрежно-водных растений Таймыра довольно своеобразен. В его составе преобладают представители 4 семейств: *Cyperaceae* (15 видов), *Poaceae*, *Ranunculaceae* (по 12) и *Potamogetonaceae* (11), они составляют 59 % от всего списка. Всего представлено 23 семейства, но кроме вышеназванных, ни одно не включает более 4 видов. Тем не менее в него входят как высшие сосудистые споровые (*Equisetaceae*, 4 вида), так и цветковые — однодольные (44 вида) и двудольные (37 видов). Наиболее многовидовые роды — *Potamogeton* (11 видов[2]), *Carex* (9), *Eriophorum*, *Equisetum* и *Ranunculus* (по 4).

Среди термоклиматических групп (Юрцев, 1991) преобладают виды некриофитной фракции (аркто-бореальные, бореальные, полизональные) — 57 %. Полизональные и бореальные виды, широко распространенные по всей Голарктике, обычны в водоемах и по их периферии, но в тундры далеко не проникают, ограничиваясь южной подзоной, да и там крайне редки. Виды этой фракции, кроме *Hippuris vulgaris*, практически не принимают участия в сложении водной и околоводной растительности тундровой зоны, но уже в лесотундре становятся весьма обычными, а в северо-таежной подзоне порой и многочисленными; особенно это касается собственно водных видов родов *Potamogeton*, *Utricularia* и др. И только аркто-бореальные виды (*Eriophorum polystachion*, *Cardamine pratensis*, *Comarum palustre* или *Petasites frigidus* и *Tephroseris palustris*) «захватывают» тундровую зону целиком, а первые 2 единично встречаются даже в материковых полярных пустынях (мыс Челюскин; Сафронова, 1979). Эти виды и в тундровой зоне бывают сравнительно обильными, особенно в типичных тундрах, но к северу встречаемость и обилие их постепенно падают. Почти все виды некриофитной фракции характеризуются широким, циркумполярным или даже космополитным ареалом, и только некоторые евразиатским или азиатским.

Гемикриофиты (гипоарктические виды) немногочисленны (их всего 15), но именно они, как правило, наиболее обильны в прибрежно-водных сообществах. К ним относятся такие широко распространенные растения, как пушицы *Eriophorum medium* и *E. russeolum*. Из всех водных растений дальше всех на север идут гипоарктические *Sparganium hyperboreum* и *Batrachium eradicatum*, из рдестов — *Potamogeton sibiricus* и *P. subretusus*. Гипоарктические флоры формировались в ледниковое и межледниковое время на контакте тундр с тайгой (Юрцев, 1966), поэтому многие гипоарктические виды считаются дериватами таежных элементов, окончательно обособившихся в палеогене или раннем неогене (а некоторые, возможно, и позже — так, молодыми можно считать таймыро-путоранские эндемики *Deschampsia vodopjanoviae* и *Caltha serotina*). Большинство гипоарктов имеет «пары» среди бореальных и полизональных видов, которые имеют общих с ними предков или сами ими являются: *Hippuris tetraphylla* — *H. vulgaris*, *Batrachium eradicatum* — *B. trichophyllum*, *Carex saxatilis* subsp. *laxa* — *C. saxatilis* s. str., *Polygonum humifusum* — *P. aviculare*. Как и в предыдущей группе, большинство видов циркум-

---

[2] Указанный для нескольких пунктов Таймыра *Potamogeton filiformis*, по мнению Н. Н. Цвелёва, там не произрастает, возможны ошибочные определения.

полярные, хотя именно в этой группе имеются и восточносибирские (*Potamogeton subretusus*, *Deschampsia vodopjanoviae*), и азиатские (*Potamogeton sibiricus*) виды.

Криофиты (арктические, метаарктические, аркто-альпийские виды) составляют 26 % списка, причем собственно арктических видов больше. Многие из них (виды рода *Dupontia*, *Arctophila fulva*, *Pleuropogon sabinii*, *Ranunculus hyperboreus*, возможно, *R. pallasii*) — наиболее активные в тундровой зоне — представляют древний эоарктический элемент флоры, возникший на свободных от оледенения пространствах Арктики в раннем голоцене путем трансформации неких видов, составлявших третичные, доледниковые арктические флоры (Толмачев, 1986). Другая их часть — трансформировавшиеся под воздействием внешних условий микровиды, входящие в агрегатный бореальный вид (*Caltha arctica*, *C. cespitosa* произошли от *C. palustris*, *Carex concolor* — от *C. aquatilis*, *Chrysosplenium tetrandrum* — от *C. alternifolium*); многие систематики их рассматривают не более, чем в ранге подвидов. Наконец, третья группа — облигатные литоральные галофиты (криогалофиты), территориально приуроченные к побережью Северного Ледовитого океана и также представляющие автохтонный арктический элемент. Они возникли, по всей видимости, также в раннем голоцене на основе компонентов древних солонцеватых лугов — *Carex ursina*, *Puccinellia* spsp. (Толмачев, 1986). Почти все криофиты имеют циркумполярный ареал, кроме микровидов рода *Caltha*, поскольку они являются производными от евразиатской *C. palustris* и восточносибирский *Cochlearia lenensis*, микровида агрегата *C. arctica*.

Жизненные формы гидро- и гигрофитов Таймыра разнообразны, но отчетливо преобладают среди них длиннокорневищные многолетние травы (32 %), на втором месте стоят водные корневищные травы (21 %), на третьем — ползучие многолетние травы (13 %). Обращает на себя внимание относительное обилие однолетних и двулетних монокарпиков (8.5 %), которых в северных флорах вообще крайне мало.

Большинство видов прибрежно-водной флоры сосредоточены в равнинной и горной северной тайге (73 вида) и лесотундре (67 видов) Таймыра, где наиболее обильны бореальные и полизональные виды. В долинах крупных рек здесь широко распространены старичные озера, часто образующие своеобразные «цепочки», именно в них водная растительность наиболее богата. Рдесты и ежеголовник на мелководьях образуют сплошные заросли, часто обильны виды рода *Myriophyllum*, *Callitriche hermaphroditica*, водные лютиковые — *Batrachium eradicatum*, *B. aquatile*. Только в водоемах северотаежной подзоны встречены *Potamogeton berchtoldii*, *P. pusillus*, *P. gramineus*, *Utricularia vulgaris*, не заходящие даже в лесотундру. По берегам озер развиты сплошные густые заросли *Carex aquatilis*, *C. juncella*, местами — *C. rostrata*; в болотных неглубоких водоемах обычна и обильна *Menyanthes trifoliata*, а по их краям — *Comarum palustre*. В самой воде прибрежной зоны, заходя и на мокрые илистые отмели, постоянно растут *Hippuris vulgaris*, *Equisetum fluviatile*, *Caltha palustris*. Менее обильны арктические лютики — *Ranunculus pallasii*, *R. gmelinii*, довольно обычна *Arctophila fulva*, очень редок *Pleuropogon sabinii*, встречающийся главным образом в среднем и верхнем поясах гор (Андрулайтис и др., 1976). По сырым песчаным берегам озер обычны заросли *Rumex aquaticus*, *Rorippa palustris*, *Ranunculus repens*, *Myosotis palustris* и других бореальных трав. На озерных отмелях в заливаемой зоне на илисто-песчаных участках растут *Ranunculus reptans*, *Eleocharis acicularis*, иногда *Alopecurus aequalis*, на галечниках чаще *Chrysosplenium tetrandrum*, а по речным заиленным галечникам обычны заросли *Equisetum arvense*, *E. palustre*, *Juncus arcticus*, *J. alpino-articulatus*, *Carex maritima*, *Polygonum humifusum*, видов рода *Deschampsia*, *Agrostis stolonifera* и многих луговых видов.

В лесотундре состав прибрежно-водной флоры несколько обедняется по сравнению с северной тайгой: особенно это касается гидрофитов (17 видов против 22), но набор околоводных и отмельных видов растений сохраняется, правда, у многих часто и обилие меньше, и встречаются они не столь постоянно. Помимо лесных долинных болот здесь на террасах развиты настоящие полигональные болота с обводненными полигонами и термокарстовыми озерками, но в них водные растения встречаются реже. Кроме *Sparganium hyperboreum*, местами обилен только *Potamogeton sibiricus*, а по долине р. Хатанги еще и *P. subretusus*. Гораздо реже встречаются виды рода *Myriophyllum*, и только на границе с северотаежной подзоной изредка попадаются мелкие пузырчатки. Из состава прибрежно-водной растительности выпадают лесные *Carex rostrata* и *C. juncella*, менее часто встречаются *Carex aquatilis* и *Caltha palustris*, которых постепенно сменяют их более северные дериваты — *Carex concolor*, *Caltha arctica* и *C. cespitosa*. Реже попадается вахта, но по-прежнему обильны сабельник, *Hippuris vulgaris*; вокруг озер увеличивается обилие *Arctophila fulva* и пушиц. С речных отмелей исчезают *Agrostis stolonifera*, *Juncus alpino-articulatus*, *Eleocharis palustre*, доминируют хвощи, щучки, на сырых песках *Carex maritima*, на отмелях термокарстовых осушающихся озер активным становится *Tephroseris palustris*.

Следует отметить, что по количеству видов восточная часть горной северной тайги Таймыра богаче западной, при этом имеется некоторая разница в наборе водных видов: на востоке гораздо богаче представлены рдесты, на западе, в горной тайге Путорана, из пузырчаток отсутствует *Utricularia vulgaris*, а остальные редки. Видимо, это связано с отсутствием на западе широких долин с мелкими озерами, в то время как на востоке долины рек Хеты и Котуя заозерены. На востоке дальше на юг проникают арктические виды *Dupontia* spsp., *Carex maritima*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Juncus arcticus*, на западе южнее лесотундры они не отмечены, встречаясь местами лишь в высокогорных водоемах плато Путорана. В равнинной лесотундре эта диспропорция исчезает, хотя западная и восточная ее части все же незначительно отличаются по набору видов как водных, так и околоводных растений.

Растительность южных тундр сама по себе носит переходный характер и сочетает в себе признаки как лесотундры (наличие отдельных лиственниц и лиственничного стланика на высоких водоразделах, заросли ольховника на склонах, значительная роль в строении сообществ гипоарктических и бореальных видов), так и тундровой зоны (распространение на плакорах кустарничково-осоково-моховых, иногда неполнопокровных, тундр, высокая активность видов криофитной группы и т. д.). Водоемы как в широких долинах, так и на плакорах представлены в основном термокарстовыми озерами, хотя встречаются и моренные. Собственно водная растительность развита лишь в долинных озерах, число водных видов меньше по сравнению с лесотундрой (12) и их активность ниже. Лишь *Sparganium hyperboreum* и в меньшей степени *Batrachium eradicatum* активны в долинных водоемах, на плакорах они встречаются очень редко. В полигонах болот еще присутствуют местами рдесты (главным образом *Potamogeton sibiricus*, реже *P. subretusus*, приуроченный в основном к мелководьям рек), иногда в старицах широких долин встречается *Myriophyllum sibiricum*. Все они относятся к гипоарктической группе, только последний — аркто-бореальный. На западе Таймыра, в условиях более умеренного климата долины р. Енисея, водные виды более разнообразны и активны.

Состав околоводных, водно-болотных и отмельных растений в южных тундрах почти идентичен таковому в лесотундре, обеднение происходит очень постепенно (табл. 1). Однако активность у арктических видов возрастает, а у бореальных падает. Некоторые бореальные виды выпадают совсем — *Ranunculus repens*, *Rorippa pa-*

lustris, *Rumex aquaticus* отмечены только раз в долине р. Пясины (Матвеева, Заноха, 1986), а вахта встречается только в болотцах редких лесных островков (Ары-Мас), скорее, как реликтовое растение, практически исчезают *Carex aquatilis*, виды рода *Eleocharis*, *Caltha palustris*; меньше становится сабельника, он местами обилен только вокруг обводненных полигонов долинных болот. Зато увеличивается встречаемость и обилие видов криофитной группы — *Ranunculus pallasii*, *Caltha arctica*, *C. cespitosa*. Становятся обильными *Arctophila fulva*, виды рода *Dupontia*, в водораздельных термокарстовых озерках и лужах появляется *Pleuropogon sabinii*, по-видимому много *Hippuris vulgaris*. Но в прибрежно-водных зарослях вместе с арктофилой преобладающими становятся пушицы (*Eriophorum angustifolium*, *E. medium*, *E. scheuchzeri*) и осока *Carex concolor*. По отмелям обильны хвощи (*Equisetum arvense*, иногда *E. variegatum*), виды рода *Deschampsia*, в долине р. Хатанги массово произрастает *Carex maritima*, обычны *Juncus arcticus*, на илистых местах — *Ranunculus hyperboreus*. Подзона южных тундр практически не выходит к морскому побережью, только к Хатангскому и Енисейскому заливам, специфические приморские галофиты по отмелям этих заливов отсутствуют.

При переходе к подзоне типичных тундр наблюдается довольно резкое изменение состава прибрежно-водной флоры, и не столько по количественному (52 против 60 видов), сколько по качественному составу. В равнинных тундрах прибрежно-водная растительность богаче, чем в горах Бырранга, но на более северных равнинах южных предгорий (широкие долины предгорных рек) обилие многих видов часто выше, чем в южнее расположенных тундрах холмистых моренных равнин. В обширных долинах рек (Пясина, Дудыпта, Логата, Верхняя Таймыра) огромные площади заняты полигональными болотами разных стадий развития, изобилующими термокарстовыми озерами, обильны ручьи четочного типа с небольшими обводненными бочагами. На водоразделах же преобладают глубокие озера ледникового происхождения, хотя неглубокие термокарстовые озера (скорее, лужи) также довольно часто встречаются. Реки и ручьи характеризуются широкими низкими поймами, часто заросшими различными околоводными растениями.

Из гидрофитов в типичных тундрах остается только 8 видов (6 в равнинных и 4 в горных и предгорных), встречающихся крайне неравномерно. Только *Batrachium eradicatum* и *Sparganium hyperboreum* более или менее постоянны в полигонах долинных болот (не на водоразделах!), популяции остальных единичны. *Potamogeton subretusus* и *P. sibiricus* обнаружены в долине р. Пясины в районе устья р. Тареи, *P. sibiricus* найден на побережье в восточной части (р. Сындаско; Водопьянова, 1984), изолированное местонахождение *Batrachium aquatile* имеется на центральном Таймыре, в верховьях р. Логаты, имеется указание на произрастание в устье р. Тареи также *B. trichophyllum*, на южных предгорных равнинах Бырранги кое-где отмечены единичные местонахождения *Myriophyllum sibiricum*. Возможно, эти изолированные популяции имеют орнитохорное происхождение. Все эти виды относятся к гипоарктическим и аркто-бореальным, только *B. trichophyllum* и *B. aquatile* — полизональные. Относительно *Myriophyllum sibiricum* следует отметить, что хотя его популяции и редки, но очень многочисленны, так, в долине р. Верхней Таймыры к югу от гор Бырранга в 1995 г. было обнаружено небольшое озеро, сплошь заросшее этим растением, причем когда остатки собранного для гербария материала были брошены в другое озерко на противоположном берегу реки, то в 1997 г. оно уже густо им заросло.

Вокруг полигонов болот и термокарстовых озер на мелководьях густые заросли создают арктофила, *Carex concolor*, пушицы *Eriophorum angustifolium* и *E. medium*, в небольших заиленных лужах и на заливаемых илистых отмелях рек и озер — *Eri-*

ophorum scheuchzeri, *Ranunculus gmelinii*, *R. hyperboreus*, *Caltha cespitosa*, *Tephroseris palustris*. В воде полигонов встречается *Hippuris vulgaris*, но гораздо реже, чем в южных тундрах, лишь в предгорьях Бырранги он более или менее постоянен. Из состава прибрежной растительности выпадают бореальные виды, напротив, очень обильными становятся арктические *Dupontia fisheri*, *Pleuropogon sabinii,* который местами создает почти сплошные заросли в мелких озерках. По приручейным и приозерным щебнистым отмелям, особенно в предгорьях, обильна *Carex saxatilis* subsp. *laxa*; по замоховелым берегам полигонов довольно обычны *Epilobium palustre*, *Comarum palustre*, *Stellaria crassifolia* (иногда она растет в воде мелких полигонов на небольшой глубине), в долинах четочных ручьев близ воды часто обильны *Caltha arctica*, *Cardamine pratensis*, *Carex lachenalii*, виды пушиц, *Dupontia fisheri*.

По морским побережьям на западе и востоке подзоны типичных тундр обычны сообщества приморских галофитов (*Carex glareosa*, *C. subspathacea*, *Puccinellia phryganodes* и др.), но они встречаются фрагментарно, преимущественно на островах (Сибирякова на западе и Большой Бегичев на востоке), на материковом побережье иногда также встречаются *Calamagrostis deschampsioides* и *Hippuris tetraphylla* (Водопьянова, 1984).

Арктические тундры, несмотря на значительную заозеренность и заболоченность поверхности, бедны прибрежно-водными растениями. В термокарстовых мочажинах на водоразделах обильны только *Dupontia fisheri*, *Pleuropogon sabinii*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Ranunculus gmelinii*, иногда по краям обилен *Alopecurus alpinus*, вид, в более южных районах никоим образом не связанный с водоемами (Матвеева, 1979). *Arctophila fulva*, столь обычная в типичных тундрах, тяготеет к долинным местообитаниям — пойменным и приозерным болотам, где создает сплошные заросли в прибрежной зоне и в воде. В менее обводненных термокарстовых просадках и в днищах ложбин сплошные заросли создают *Dupontia fisheri*, пушицы *Eriophorum medium*, *E. scheuchzeri* и *E. polystachion*, приобретающая в арктических тундрах характерный облик, с тесно сближенными мелкими колосками (subsp. *triste*). На отмелях рек и в заболоченных днищах ручьев обычны *Caltha arctica*, *Ranunculus hyperborus*, изредка встречается *Cardamine pratensis*.

Следует отметить, что в низкогорных ландшафтах южных арктических тундр прибрежно-водные флора и растительность беднее, чем в северных приморских равнинных — 29 видов против 35. Преобладают виды криофитной группы (63 %), они и наиболее активны. Из 7 гипоарктических видов относительно активны только *Eriophorum medium* и *Equisetum arvense*, а из 6 арктобореальных (собственно бореальных видов нет вообще) — только *Ranunculus gmelinii* и *Eriophorum angustifolium*.

Из настоящих гидрофитов в подзону арктических тундр местами проникает только *Batrachium eradicatum*, он встречен в небольшой старице в низовьях р. Ленивой (Ходачек, Соколова, 1989). Этот вид, а также *Sparganium hyperboreum* характерны для достаточно суровых условий, они встречаются даже в значительно удаленных к северу горных долинах хр. Бырранги. Так, вполне процветающая, с массой цветущих и плодоносящих растений популяция *Batrachium eradicatum* была встречена в долине р. Нюнькаракутари на востоке гор Бырранги, под 75.4° с. ш., а по соседней с ней р. Малахай-тари в горы довольно далеко продвигается *Sparganium hyperboreum*.

В то же время для побережий арктических тундр характерны слабо засоленные приморские заболоченные марши, образованные арктическими галогигрофитами — *Puccinellia phryganodes*, *P. tenella*, *Stellaria humifusa*, *Carex ursina*, *C. subspathacea* (Тихомиров, 1948; Матвеева, 1979; Куваев и др., 1994; Матвеева, Заноха, 1997).

В полярных пустынях наиболее выдвинутой к северу части побережья (мыс Челюскин) и островов к северу от Таймыра из всего проанализированного нами списка отмечено всего 11 видов растений, но все они неактивны, встречаются единично и часто переходят здесь от околоводного к наземному существованию, почти все относятся к криофитной группе. Среди них 3 арктических вида (*Pleuropogon sabinii*, *Arctophila fulva*, *Caltha arctica*) встречаются на островах Тройной и Свердруп (Кожевников и др., 1994), о-ве Октябрьской Революции (Сафронова, 1981), о-ве Уединения (Сафронова, Ходачек, 1989), мысе Челюскин (Сафронова, 1979), но всюду единично и в небольшом обилии. Относительно обильна местами бывает *Dupontia fisheri* (Сафронова, 1981), но не в воде, а в сообществах влажных тундровых западин; для остальных приведены единичные местонахождения. Даже среди арктических приморских галофитов в полярных пустынях отмечены только *Puccinellia phryganodes* и *Stellaria humifusa*, оба единично встречаются на о-ве Октябрьской Революции (Сафронова, 1981).

Разнообразие видов как общее, так и в отдельных группах закономерно уменьшается с юга на север (табл. 1). При этом наиболее резко снижается количество водных видов, отчетливый спад их встречаемости и активности проходит между южными и типичными тундрами, когда они почти исчезают, особенно в восточной, более континентальной части. Более постепенно снижается к северу разнообразие околоводных и особенно водно-болотных растений, состав последних вообще наиболее стабилен по всему меридиану, и даже в полярных пустынях они более многочисленны по отношению к другим. При переходе от типичных тундр к арктическим резко падает разнообразие отмельных видов, зато приморские арктические галофиты представлены только в северных подзонах от типичных тундр до полярных пустынь.

Столь же закономерно происходит изменение по меридиану состава термоклиматических групп. Криофиты резко преобладают среди прибрежно-водных растений в полярных пустынях и арктических тундрах, менее — в типичных тундрах, но начиная с южных тундр постепенно замещаются геми- и некриофитами; последние доминируют в северотаежной подзоне, особенно среди водных растений. Среди некриофитных видов наиболее далеко к северу продвигаются аркто-бореальные. Это настолько ярко выражено, что возникает вопрос о справедливости отнесения этой группы видов к некриофитам (Юрцев, 1991), по характеру своего распространения в Субарктике они ближе к гемикриофитам. Последние совершенно отсутствуют в полярных пустынях, но их доля, так же как и у арктобореальных видов, незначительно повышается к северу.

При почти абсолютном преобладании циркумполярных видов (табл. 2) все же можно отметить слабое увеличение доли евразиатских видов по направлению к югу, а азиатских и азиатско-американских — к северу. Но, по-видимому, это обусловлено тем, что все евразиатские прибрежно-водные виды относятся к бореальной фракции, а азиатские — к гипоарктической и арктической.

При сравнении изменения соотношения термоклиматических (широтно-зональных) групп и различных типов ареалов (долготных групп) в западной и восточной частях Таймыра видно, что на западе во всех широтных полосах всегда несколько выше доля некриофитной и ниже — криофитной фракции, чем на востоке. Это можно объяснить как с точки зрения более мягкого климата, находящегося под влиянием атлантического переноса воздушных масс из западной части, так и более успешным расселением прибрежно-водных растений по Енисею и Пясине, долины которых на западе пересекают все подзоны, кроме полярных пустынь, а на востоке есть только одна крупная река — Хатанга, которая заканчивается заливом уже

ТАБЛИЦА 2

Доля широтно-зональных и долготных групп (%) в прибрежно-водной флоре природных зон и подзон Таймыра

Группы видов	Природные зоны и подзоны					
	северная тайга	лесотундра	южные тундры	типичные тундры	арктические тундры	полярные пустыни
Широтно-зональные группы						
Арктическая	5.8	11.1	10.7	26.4	34.3	36.4
Аркто-альпийская	1.4	1.6	1.8	1.9	2.8	9.0
Метаарктическая	10.1	9.5	12.5	14.3	14.2	36.4
Гипоарктическая	15.9	15.8	19.5	20.6	25.7	—
Арктобореальная	14.6	16.0	17.9	15.2	20.0	18.2
Бореальная	27.4	27.0	23.2	11.3	—	—
Полизональная	24.6	19.0	14.3	5.7	2.8	—
Долготные группы (типы ареалов)						
Циркумполярная	78.5	76.2	76.9	81.2	83.2	90.9
Евразиатская	11.5	12.6	8.8	5.6	5.7	—
Азиатско-американская	1.4	1.7	3.6	—	—	—
Азиатская	4.3	6.3	7.1	7.5	8.6	9.1
Восточно-сибирская	4.3	3.2	3.6	5.7	2.8	—

в подзоне южных тундр. Действительно, в долине р. Пясины отмечены наиболее северные местонахождения рдестов (*Potamogeton sibiricus*, *P. subretusus*), *Caltha palustris*, *Rumex aquaticus*; в долине р. Енисей — *Ranunculus repens*, *Rorippa palustris*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. praelongus*. Многие из них проникают здесь в подзону типичных тундр, в то время как на востоке ни один из этих видов не идет далее лесотундры, а чаще — северной тайги. Тем не менее по географической широте местонахождения этих видов на востоке и западе часто совпадают, поскольку все широтные полосы на востоке выдвинуты к северу. Например, некоторые виды на востоке не встречаются севернее южных тундр, но на западе этой же широте соответствуют уже типичные тундры и т. п. Так, в восточной части с. Хатанга располагается на границе лесотундры и северной тайги, а на западе той же широте (устье р. Агапы) соответствует граница между южными и типичными тундрами. Возможно, что расселению водных растений на север в периоды голоценовых трансгрессий моря на западе способствовало наличие большого количества мелких периодически осушающихся водоемов.

Расселение прибрежно-водных видов происходит преимущественно водным путем, важным агентом его являются также водоплавающие птицы. Так, скорее всего, орнитохорное происхождение имеет популяция *Eleocharis acicularis* на береговой отмели одного из озер в центральной части Таймыра в подзоне типичных тундр, значительно изолированная от основного арела вида, ограниченного с севера лесотундрой. Популяции *Myriophyllum sibiricum* в долинах рек Бикады и Верхней Таймыры, в местах летнего гнездования гусей также связаны, скорее всего, с заносом птицами, как и наиболее северные популяции видов рода *Batrachium* и *Sparganium* в арктических тундрах, и изолированные популяции рдестов в устье р. Тареи. Тысячные стаи водоплавающих, устремляющиеся весной на север и кормящиеся при пролете на остановках в лесотундре и на северо-таежных озерах, вполне могут быть причиной (агентами) дальнего расселения прибрежно-водных видов. Практически все виды обладают высокой вегетативной подвижностью, что

позволяет им длительно переживать неблагоприятные для плодоношения сезоны. Закреплению же их способствует некоторое потепление климата в последние десятилетия, особенно более теплые летние сезоны. Если бы этого не было, привнесенные зачатки растений вряд ли смогли бы натурализоваться на северных участках. Тенденция к продвижению на север более южных видов, причем большей частью ценофобных эрозиофилов, отмечалась нами и для других групп растений (Поспелов, Поспелова, 2000; Поспелова, Поспелов, 2005).

Исходя из проведенного анализа, наиболее распространенными на Таймыре и активными прибрежно-водными растениями являются: водные *Sparganium hyperboreum*, *Batrachium eradicatum*, околоводные *Arctophila fulva*, *Hippuris vulgaris*, *Pleuropogon sabinii*, *Caltha arctica*, *Ranunculus gmelinii*, водно-болотные *Dupontia fisheri*, *Eriophorum medium*, *E. scheuchzeri*, *E. angustifolium*, *Carex concolor*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*, отмельные *Equisetum arvense*, *E. variegatum*, *Ranunculus hyperboreus*, приморские галофиты *Stellaria humifusa*, *Puccinellia phryganodes*. Они произрастают практически по всем природным зонам и подзонам, многочисленны в своих экотопах, часто до полного доминирования, и создают общий облик водно-болотных экосистем.

Благодарности

Мы выражаем благодарность руководству государственного природного биосферного заповедника «Таймырский» за помощь в обеспечении полевых работ в течение многих лет, сотрудникам Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН; Н. Н. Цвелёву за помощь в определении ряда видов растений, особенно рдестов, а также Н. Н. Матвеевой и Л. Л. Занохе за предоставленные авторам материалы по обследованным ими участкам на западе Таймыра и всем сотрудникам Лаборатории растительности Крайнего Севера за постоянную помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрулайтис С. Ю., Водопьянова Н. С., Иванова М. М., Киселева А. А., Малышев Л. И., Петроченко Ю. Н. Состав флоры Путорана // Флора Путорана (материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири). Новосибирск, 1976. С. 40—162.

Арктическая флора СССР. М.; Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Белавская А. П. Водные растения России и сопредельных государств // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. СПб., 1994. Вып. 11. 64 с.

Водопьянова Н. С. Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья. Новосибирск, 1984. 157 с.

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л., 1981. 211 с.

Кожевников Ю. П., Журбенко М. П., Афонина О. М. Растительный покров островов Свердруп и Тройной (Карское море) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994. С. 121—143.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Шелгунова М. Л. Флора и растительность окрестностей бухты Книповича (Северный Таймыр) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994. С. 44—74.

Матвеева Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 78—109.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений окрестностей поселка Кресты // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 101—117.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 1—20.

Поспелов И. Н., Поспелова Е. Б. Повторная инвентаризация флоры низовий реки Бикады (Яму-Неру, Таймыр) через 70 лет // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 13—29.

Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Программа долгосрочного мониторинга локальных флор Арктики: дополнения и изменения во флоре Ары-Маса (Восточный Таймыр) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 2. С. 145—164.

Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985. 195 с.

Садчиков А. П., Кудряшов М. А. Гидроботаника: прибрежно-водная растительность. М., 2005. 240 с.

Сафронова И. Н. Сосудистые растения мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 50—60.

Сафронова И. Н. Флора острова Октябрьской Революции // Тр. ААНИИ. Т. 367. Исследования ледникового покрова и перигляциала Северной Земли. Л., 1981. С. 142—150.

Сафронова И. Н., Ходачек Е. А. О флоре и растительности островов Андрея, Уединения и Визе (Северный Ледовитый океан) // Бот. журн. 1989. Т. 47. № 7. С. 1003—1012.

Тихомиров Б. А. К характеристике флоры западного побережья Таймыра. Петрозаводск, 1948. 85 с.

Толмачев А. И. Проблемы происхождения арктической флоры и история ее развития // Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

Флора Сибири. Новосибирск, 1987—2003. Т. 1—14.

Ходачек Е. А., Соколова М. В. Флора северо-западного побережья Таймыра (мыс Стерлегова) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1267—1278.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Л., 1966. 94 с.

Юрцев Б. А. Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 30—41.

SUMMARY

The analysis of littoral and aquatic plants (LAP) of Taimyr Peninsula and adjacent southern areas (north of Putorana and Anabarsky Plateaus) is given, on the basis of field long-term studies and published data. 87 species of LAP are subdivided into proper aquatic plants (23), near-aquatic plants (18), boggy-aquatic plants (20), alluvial bank plants (18) and coastal halophytes (8). The species of non-cryophytic group (boreal, arcto-boreal, polyzonal species) prevail — 57 %; they have extensive circumpolar or holarctic ranges. Cryophytes make 26 %, and hemi-cryophytes (hypoarctic) 17 %. Boggy-aquatic plants, alluvial bank plants and coastal halophytes are peculiar to the tundra zone; aquatic and near-aquatic plants are represented by more southern species, which spread to the north in periods of holocene warmings. Among the latters are derivatives of widespread boreal species, which have developed in the process of migration to the north. The great bulk of LAP concentrates in the northern taiga and forest-tundra of Taimyr, where boreal and polyzonal species are most abundant. Northwards, the composition of LAP gradually becomes poor; in the arctic tundra subzone there are 1/2 species as compared to the northern taiga, and in polar desert 6.5 times less. The occurrence and activity of water species decreases most dramatically at the boundary of the southern and typical tundra — they are almost absent. The depletion takes place mainly due to species of non-cryophytic group, except arcto-boreal species, which are similar to hypoarctic ones in distribution characters. In the western Taimyr, some species penetrate into tundra zone deeper than in the eastern — this fact is caused by softer climate, wider river valleys of meridional direction and, probably, historical causes. Besides water, waterfowl takes part in dispersal of LAP species.

УДК 582.29 : 571.511.8

© М. П. Журбенко, Н. В. Матвеева

НАПОЧВЕННЫЕ ЛИШАЙНИКИ ОСТРОВА БОЛЬШЕВИК (АРХИПЕЛАГ СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ)

M. P. ZHURBENKO, N. V. MATVEYEVA. TERRICOLOUS LICHENS OF THE BOLSHEVIK ISLAND (SEVERNAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: zhurb@MZ3838.spb.edu, nadyam@NM10185.spb.edu
Поступила 14.09.2005

Флора напочвенных лишайников о-ва Большевик (архипелаг Северная Земля), в которой выявлено 223 вида, относящихся к 36 семействам и 93 родам, является наиболее полно изученной локальной лихенофлорой полярных пустынь в циркумполярном масштабе. Конкретные напочвенные лихенофлоры о-ва Большевик насчитывают 160—180 видов. *Caloplaca psoricida* приводится впервые для России, *Cystocoleus ebeneus*, *Lepraria cacuminum*, *Melanelia agnata*, *Peltigera frippii*, *Placidium squamulosum* и две разновидности (*Phaeorrhiza sareptana* var. *sphaerocarpa* и *Solorina bispora* var. *subspongiosa*) — новые для Российской Арктики, еще 129 видов — новые для Северной Земли. 93 % видов лихенофлоры являются арктическими, аркто-гипоарктическими, арктобореальными, аркто-неморальными или арктостепными, 96 % видов распространены циркумполярно, 27 % растут в Антарктике. Установлено высокое сходство в таксономическом разнообразии и наборе ведущих таксонов напочвенных лишайников полярных пустынь о-ва Большевик и тундр п-ова Таймыр. Предложены флористические критерии разграничения зон тундр и полярных пустынь. Сделана новая комбинация *Rusavskia elegans* f. *subfruticulosa* (Elenkin) Zhurb.

Ключевые слова: флора, лишайники, таксономический, субстратный и географический анализ, Арктика, полярные пустыни, о-в Большевик, архипелаг Северная Земля.

Работа завершает серию публикаций, посвященных флоре споровых растений о-ва Большевик (Афонина, Матвеева, 2003; Потемкин, Матвеева, 2004), которая таким образом становится наиболее полно выявленной локальной криптогамной флорой в пределах зоны полярных пустынь. До наших исследований лихенофлоре о-ва Большевик было посвящено несколько публикаций, основанных на сборах И. Н. Сафроновой и Ю. В. Котлова в северной части острова (Андреев и др., 1993; Котлов, 1993; Kotlov, 1993, 1994). Кроме того, при описании нового вида *Fuscopannaria viridescens* были приведены его находки на данной территории (Jørgensen, Zhurbenko, 2002). В общей сложности для о-ва Большевик ранее было известно 136 видов эпилитных и напочвенных лишайников. Для других островов архипелага Северная Земля известно: о-в Октябрьской Революции (сборы Е. С. Короткевича, Е. А. Ходачек и М. В. Гаврило) — 97 видов лишайников (Короткевич, 1958; Андреев, 1983; Ходачек, 1986; Журбенко, Гаврило, 2005), о-в Комсомолец (сборы И. Н. Сафроновой) — 13 видов (Андреев и др., 1993), архипелаг Седова (сборы Е. А. Ходачек, В. П. Савича) — 13 видов (Андреев, 1983; Zhurbenko, Santesson, 1996).

Характеристика природных условий о-ва Большевик[1]

О-в Большевик — второй по величине остров архипелага Северная Земля (рис. 1). Его площадь 11 312 км². Самая южная точка — мыс Неупокоева (77°55′ с. ш.), самая северная — мыс Песчаный (79°25′ с. ш.). Около 20 % площади острова занято ледниками. На свободной ото льда территории выражены поверхности двух денудационных уровней. Поверхности нижнего денудационного уровня соответствуют распространению прибрежно-морской равнины, подвергавшейся обработке морскими водами в позднечетвертичное время, и имеют высоты до 140 м.[2] Они перекрыты маломощным и прерывистым чехлом рыхлых морских отложений. Выше расположены поверхности верхнего денудационного уровня, образующие приледниковое плато. На острове представлены песчаники, алевролиты, гранодиориты. Известковистые разновидности пород здесь крайне редки, что определяет слабокислую реакцию грунтов. Остров расположен в зоне развития сплошной многолетней мерзлоты. Глубина оттаивания суглинистых субстратов до 40—50 см, песчаных и супесчаных — до 60—80 см. Широко представлены различные виды структурных грунтов.

На острове хорошо выражена гидрографическая сеть. Большинство рек имеет снежно-ледниковое питание и ориентировано в меридиональном направлении. Реки в основном позднечетвертичного заложения, с долинами, выполненными крупнообломочным материалом. Несколько более старых рек (в том числе Студеная и Лагерная) имеют хорошо выраженные, широкие (до 1 км) террасы, сложенные мелкообломочным материалом с большим содержанием суглинка.

Как весь архипелаг, так и о-в Большевик находятся в зоне влияния арктического и сибирского антициклонов. Устойчивый снежный покров устанавливается в первой половине сентября, снег сходит в конце июня или начале июля. Безморозный период продолжается около двух месяцев. По данным полярной метеостанции «Солнечная», среднегодовая температура воздуха –14 °С, среднемесячные положительные температуры имеют только июль (2 °С) и август (1 °С). Годовое количество осадков — 400 мм, из них 100—120 мм выпадает летом. Твердые осадки составляют 70 %. Число дней с туманами около 65 в году, половина из них приходится на летнее время. Пасмурных дней в году около 180, в июле—августе — по 20—25 в месяц. В целом в период вегетации преобладает холодная пасмурная погода с частыми туманами.

Согласно зональному делению северных территорий (Короткевич, 1958, 1972; Александрова, 1983), архипелаг Северная Земля расположен в зоне полярных пустынь, а о-в Большевик — в ее южной полосе. Основными характеристиками растительного покрова этой зоны являются его сильная разреженность (голый грунт занимает от 70 до 95 %), общая приземистость и почти одноярусность, доминирование споровых растений, особенно мхов, преобладание в составе сосудистых растений злаков и разнотравья и отсутствие в зональных сообществах деревянистых растений и осоковых. Полная характеристика растительности приведена в статье Н. В. Матвеевой (2006), краткая — приводилась в работах по листостебельным мхам и печеночникам острова (Афонина, Матвеева, 2003; Потемкин, Матвеева, 2004). Напочвенные лишайники обычно приурочены к микропонижениям структурных грунтов, таким как ложбинки или морозобойные трещины, укры-

[1] Информация о природных условиях взята из монографии Д. Ю. Большиянова и В. М. Макеева (1995).

[2] Здесь и далее все высоты над уровнем моря.

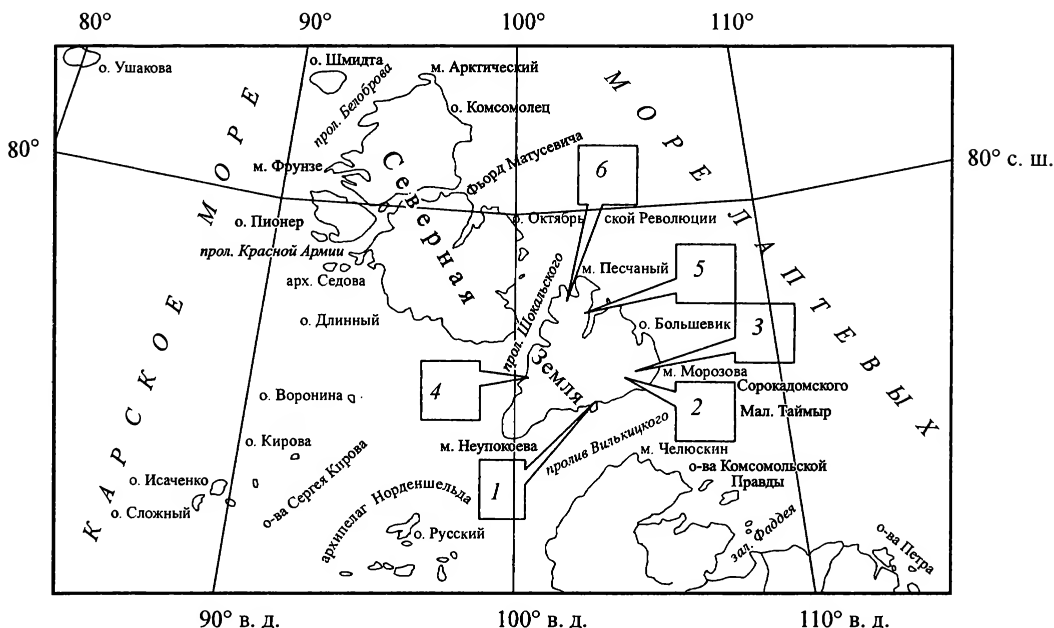


Рис. 1. Местоположение районов исследования.
1 — бухта Солнечная, *2* — р. Лагерная, *3* — р. Голышева, *4* — р. Студеная, *5* — залив Ахматова, *6* — полуостров с мысом Баранова.

тиям между камнями или растут поверх отмирающих мохообразных и сосудистых растений. При большом видовом богатстве (до 85 видов в сообществе) напочвенные лишайники обычно уступают листостебельным мхам в проективном покрытии в большинстве типов растительных сообществ. Вместе с тем, местами лишайники могут доминировать в растительном покрове. Это наблюдалось, например, в каменных россыпях (доминирующие виды — *Alectoria ochroleuca*, *Flavocetraria cucullata*, *Ochrolechia frigida*, *Parmelia omphalodes*, *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*) или в местах с избыточным увлажнением (*Arctocetraria nigricascens*, *Cetrariella delisei* и *Rusavskia elegans* f. *subfruticulosa*,[3] образующая в пересыхающих лужах на щебне латки до метра диаметром). Кое-где нами отмечались даже сомкнутые мохово-лишайниковые коврики до нескольких метров в поперечнике.

Материалы и методика

В настоящей статье напочвенные лишайники понимаются в самом широком смысле, включая ряд крупных эпилитов, растущих на щебне и мелких камнях в припочвенном горизонте и способных переходить на мелкозем, детрит или мхи. Такой же подход был принят Т. Пийн (1979а, б, 1984) в работах по напочвенным лихенофлорам Таймыра, использовавшихся нами в сравнительном анализе.

---

[3] *Rusavskia elegans* (Link) S. Kondr. et Kärnefelt f. *subfruticulosa* (Elenkin) Zhurb. comb. et stat. nov. Basionymum: *Placodium subfruticulosum* Elenkin, Ann. Mycolog. 1906. Vol. 4. N 1. P. 37. Typus: Россия, Красноярский край, п-ов Таймыр, мыс Челюскин, на почве, 19 VIII 1901, А. А. Бируля (LE L455!, голотип).

Исследование лишайников проводили в 1996—1998 и в 2000 гг. в 6 пунктах на севере, юге, юго-востоке и юго-западе острова, на 207 пробных площадках размером от 4 до 25 $м^2$, заложенных в пределах однородного контура растительности и охватывающих все визуальное разнообразие типов местообитания обследованной территории (рис. 1, табл. 1). М. П. Журбенко составлял для каждой площадки полный список напочвенных лишайников и отмечал доминирующие виды. Н. В. Матвеева и Л. Л. Заноха регистрировали лишайники в ходе геоботанических описаний растительности. Для каждого вида в описании ими определялись покрытие/обилие в баллах. Все неочевидные виды собирались и передавались для проверки или определения М. П. Журбенко. Кроме этого все коллекторы проводили и маршрутные флористические сборы. Всего было собрано и определено более 5000 образцов, относящихся к 216 видам лишайников. По литературным данным, не подтвержденным гербарными материалами (Андреев и др., 1993; Kotlov, 1994), для острова известны еще 10 видов напочвенных лишайников, нами не найденные. Семь из них (*Arctocetraria andrejevii*, *Candelariella vitellina*, *Cladonia* cf. *macrophylla*, *C. chlorophaea*, *Dibaeis baeomyces*, *Physcia phaea*, *Tuckermannopsis inermis*) включены в скобках в табл. 2 и последующий флористический анализ, а три вида (*Brodoa intestiniformis* (Vill.) Goward, *Lepraria membranacea* (Dicks.) Vain., *Pertusaria trochiscea* Norman) — нет, поскольку их определение вызывает у нас сомнения. Образцы определялись в основном первым автором с помощью микроскопов ЛОМО МБС-1 и МБР-3. Химический анализ проводили цветными тестами с KOH, $CaClO_2$, HNO_3, раствором Люголя и/или спиртовым раствором парафенилендиамина. Для определения *Lepraria cacuminum* и видов родов *Cladonia* и *Peltigera* использовался метод тонкослойной хроматографии. Справочные образцы переданы в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, С.-Петербург (LE), Ботанического института в Мюнхене, Германия (M), Университетов Хельсинки, Финляндия (H), Граца, Австрия (GZU) и Уппсала, Швеция (UPS).

Систематика и номенклатура лишайников в основном соответствует сводкам J. Hafellner, R. Türk (2001) и R. Santesson с соавт. (2004). Семейства даны по P. M. Kirk с соавт. (2001). Современные взгляды на систематику ряда родов лишайников изменили привычные представления об их богатстве. Так, в состав ведущих родов во многих публикациях по лихенофлоре тундровой зоны входил род *Cetraria*, из которого теперь в самостоятельные роды (*Arctocetraria*, *Cetrariella*, *Flavocetraria*, *Tuckermannopsis*, *Vulpicida*) выделено большинство видов, в результате чего во флоре острова в нем осталось только 4 вида (в прежнем объеме рода было бы 11). Напротив, в данной статье приведено несколько больше видов рода *Cladonia*, в который включены *C. arbuscula* и *C. rangiferina*, ранее относившиеся к непризнаваемому теперь роду *Cladina*.

Встречаемость видов во флоре острова оценена по отношению к 207 пробным площадкам (табл. 2). При этом использована шкала: очень редко (ОР) — 1—3 находки (с указанием сколько именно), редко (Р) — 4—10, спорадически (С) — 11—50, часто (Ч) — 51—100, очень часто (ОЧ) — более 100. В табл. 2 включены также данные по встречаемости ряда лишайников, определенных до рода (например, визуально, в ходе геоботанических описаний): *Arthrorhaphis*, *Bryoria*, *Candelariella*, *Cladonia*, *Collema*, *Lecidella*, *Lepraria*, *Mycoblastus*, *Ochrolechia*, *Peltigera*, *Pertusaria*. Обилие видов оценено по 3-балльной шкале (табл. 2): 1 — низкое, крупных куртинок не найдено; 2 — вид не обилен, но может образовывать крупные куртинки; 3 — вид дает значительное покрытие или доминирует хотя бы в одном типе растительных сообществ/местообитаний. В ряде случаев здесь же отмечен максимальный поперечник куртинок.

ТАБЛИЦА 1

Исследованные географические пункты о-ва Большевик

Географический пункт	Геоморфология	Высота над ур. м. (м)	Координаты		Число пробных площадок	Год	Исследователь
			с. ш.	в. д.			
Окрестности бухты Солнечной	Приморская равнина	5—100	78°13′	103°15′	129	1997, 1998, 2000	Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха
Среднее течение р. Лагерной	Древняя речная терраса	150	78°22′	103°31′	2	2000	Н. В. Матвеева
Среднее течение р. Голышева	Приподнятая денудационная равнина	170, 300	78°26′	104°28′	24	2000	То же
Среднее течение р. Студеной	Древняя речная терраса	130	78°37′	101°05′	15	1998	Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха
Западное побережье залива Ахматова	Приморская равнина	5—60	79°01—04′	102°40—45′	14	1996	М. П. Журбенко
Окрестности полуострова с мысом Баранова	Приморская равнина и горы	5—60(—300)	79°11—18′	101°39′—102°09′	23	1996	То же

ТАБЛИЦА 2

Аннотированный список видов

Таксон	Географический пункт						Встречаемость	Обилие	Субстрат	Зональная приуроченность
	бухта Солнечная	р. Лагерная	р. Голышева	р. Студеная	залив Ахматова	мыс Баранова				
Agyriales										
Agyriaceae										
Placopsis gelida (L.) Linds.	+						OP(2)	1	Щ	Т-ШЛ
Schaereria cinereorufa (Schaer.) Th. Fr.	+						OP(1)	1	Б-МП	Т-ЛТ

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Географический пункт						Встречаемость	Обилие	Субстрат	Зональная приуроченность
	бухта Солнечная	р. Лагерная	р. Голышева	р. Студеная	залив Ахматова	мыс Баранова				
Gyalectales										
Gyalectaceae										
Gyalecta foveolaris (Ach.) Schaer.					+	+	ОР(2)	1	Б-МП	Т
G. peziza (Mont.) Anzi	+						ОР(1)	1	Д	Т
Lecanorales										
Arctomiaceae										
Arctomia delicatula Th. Fr.	+				+	+	С	1	Б, ОП, (МП), (Л)	ПП-Т-(севХЛ)
A. interfixa (Nyl.) Vain.	+					+	ОР(2)	1	Б	Т-ЛТ
Bacidiaceae										
Bacidia bagliettoana (A. Massal. et De Not) Jatta	+						ОР(3)	1	Б	*Т-ШЛ
Biatora cuprea (Sommerf.) Fr.				+	+		ОР(2)	2	Б-ОП	Т
B. subduplex (Nyl.) Printzen	+				+	+	Р	2	Б-(ОП), (МП)	*Т-ЛТ-(севХЛ)
Japewia tornoënsis (Nyl.) Tønsberg	+		+		+	+	С	2	Б, (Л), (МП)	*ПП-ХЛ
Schadonia fecunda (Th. Fr.) Vězda et Poelt						+	ОР(2)	1	Б	Т-(ЛТ)
Candelariaceae										
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.				+	+		ОР(2)	1	Б, (Л)	*Т-С
C. placodizans (Nyl.) Lynge	+				+	+	С	2	МП-(Б), Б	ПП-Т
(*C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg.)						+			ОП-Б (?)	*Т-С
Candelariella ssp.	+	+	+			+	Ч		ОП, МП	
Catillariaceae										
Toninia squalida (Ach.) A. Massal.						+	ОР(1)	1	МП	Т-ЛТ

Cladoniaceae										
Cladonia acuminata (Ach.) Norrl.	+						OP(2)	1	ОП-Б, (МП)	Т-ХЛ-(ШЛ)
C. cf. *alaskana* A. Evans	+						OP(2)	1	ОП-Б	Т-ЛТ
C. cf. *alinii* Trass	+				+		OP(2)	1	ОП-Б	Т (?)
C. amaurocraea (Flörke) Schaer.	+				+	+	С	2, −10 см	ОП-Б	(ПП)-Т-ХЛ
C. arbuscula (Wallr.) Flot.	+				+	+	С	2	ОП-Б	*Т-ХЛ-(ШЛ)
C. borealis S. Stenroos	+					+	Р	1	ОП-Б	*Т-ХЛ-(ШЛ)
C. cf. *cariosa* (Ach.) Spregn.						+	OP(1)	1	ОП	Т-С
C. cervicornis (Ach.) Flot.	+					+	OP(2)	1	ОП-Б	*Т-ХЛ
(*C. chlorophaea* (Sommerf.) Spreng.)						+			ОП-Б (?)	*Т-С
C. coccifera (L.) Willd.	+		+		+	+	С	2	ОП-Б	(ПП)-Т-ШЛ
C. cf. *cryptochlorophaea* Asahina						+	OP(1)	1	ОП-Б	ХЛ-ШЛ
C. deformis (L.) Hoffm.	+						OP(1)	1	ОП-Б	*Т-ШЛ
C. furcata (Huds.) Schrad.	+				+	+	Р	2, −10 см	ОП-Б	ХЛ-ШЛ
C. gracilis (L.) Willd. (в основном subsp. *elongata* (Wulfen) Vain.)	+				+	+	С	2	ОП-Б	*Т-ХЛ-(ШЛ)
C. luteoalba Wheldon et A. Wilson	+			+		+	OP(3)	1	ОП-Б	*Т-ХЛ
C. macroceras (Delise) Hav.	+				+	+	Ч	3, −12 см	ОП-Б, (МП)	ПП-ХЛ
(*C.* cf. *macrophylla* (Schaer.) Stenh.)						+			ОП-Б (?)	Т-ХЛ
C. macrophyllodes Nyl.				+			OP(1)	1	ОП-Б	Т
C. phyllophora Hoffm.					+	+	OP(2)	1	ОП-Б	*Т-ШЛ
C. pleurota (Flörke) Schaer.	+			+			OP(1)	1	ОП-Б	*Т-ШЛ
C. pocillum (Ach.) Grognot	+	+	+	+	+	+	ОЧ	2	ОП-Б, (МП)	*ПП-С
C. pyxidata (L.) Hoffm.	+		+	+	+	+	ОЧ	2	ОП-Б	*ПП-С
C. rangiferina (L.) F. H. Wigg.	+				+	+	С	2	ОП-Б	*Т-ХЛ-(ШЛ)
C. squamosa Hoffm.				+		+	OP(2)	2	ОП-Б	Т-ШЛ
C. stricta (Nyl.) Nyl. s. l.	+		+		+	+	ОЧ	3	ОП-Б	ПП-ЛТ
C. stygia (Fr.) Ruoss	+						OP(1)	1	ОП-Б	Т-ХЛ-(ШЛ)
C. subcervicornis (Vain.) Kernst.						+	OP(1)	1	ОП-Б	Т
C. subulata (L.) F. H. Wigg.			+				OP(2)	2	ОП-Б	*(ЛТ)-ХЛ-ШЛ-(С)
C. symphycarpia (Flörke) Fr.					+		OP(1)	1	ОП-Б	Т-ШЛ
C. thomsonii Ahti				+	+		OP(2)	2	ОП-Б	Т
C. trassii Ahti	+		+		+	+	С	2, −11 см	ОП-Б	ПП-Т
C. uncialis (L.) F. H. Wigg. subsp. *uncialis*, subsp. *biuncialis* (Hoffm.) M. Choisy	+				+	+	Р	2, −16 см	ОП-Б, (МП)	Т-ШЛ

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Географический пункт						Встречаемость	Обилие	Субстрат	Зональная приуроченность
	бухта Солнечная	р. Лагерная	р. Голышева	р. Студеная	залив Ахматова	мыс Баранова				
Cladonia sp.	+					+	С		ОП-Б	
Pilophorus dovrensis (Nyl.) Timdal, Hertel et Rambold	+				+	+	Р	2	МП-Щ, Б-(МП)	Т
P. robustus Th. Fr.	+						ОР(1)	1	Щ	Т
Collemataceae										
Collema ceraniscum Nyl.	+			+	+	+	С	2	Б-(ОП), МП	*ПП-Т
C. tenax (Sw.) Ach. emend. Degel. s. l.				+		+	ОР(2)	2	Б-(ОП), МП	*Т-ШЛ
Collema ssp.	+					+	Р		ОП-Б	
Leciophysma finmarkicum Th. Fr.	+			+	+	+	Р	1	Б	Т
Leptogium arcticum P. M. Jørg.	+			+	+	+	Р	2	Б-ОП, (МП-Щ)	Т
L. gelatinosum (With.) J. R. Laundon	+			+	+	+	С	2	Б-ОП	Т-ШЛ-(С)
L. lichenoides (L.) Zahlbr.					+	+	Р	1	Б-ОП	Т-С
L. saturninum (Dicks.) Nyl.	+						ОР(2)	1	Б-ОП	(Т)-ХЛ-ШЛ
L. subtile (Schrad.) Torss.	+						ОР(2)	1	Б-ОП	ХЛ-ШЛ
Ectolechiaceae										
Lopadium coralloideum (Nyl.) Lynge	+	+	+	+	+	+	С	2	Б-(ОП),-(Л), (МП)	(ПП)-Т-(ЛТ)
L. pezizoideum (Ach.) Körb.	+				+	+	С	2	Б-(ОП), (МП)	(ПП)-Т-(ЛТ)
Hymeneliaceae										
Lobothallia melanaspis (Ach.) Hafellner					+	+	ОР(2)	2(3)	Щ-(МП),-(Б)	(ПП)-Т-севХЛ
Lecanoraceae										
Bryonora castanea (Hepp) Poelt	+		+	+		+	С	2	Б-(ОП), (МП)	*ПП-Т-(ЛТ)
Lecanora epibryon (Ach.) Ach.	+				+	+	С	2	Б-(МП)	*ПП-ЛТ
L. geophila (Th. Fr.) Poelt					+	+	Р	2	МП-Б	ПП-Т

L. hagenii (Ach.) Ach. var. *fallax* Hepp					+	+	Р	2	С, (Б)	Т-севХЛ
L. leptacina Sommerf.	+						ОР(2)	1	Б	Т
L. leptacinella Nyl.	+		+		+	+	С	1	Б, С, Л	(ПП)-Т
Lecidella euphorea (Flörke) Hertel	+			+	+	+	ОР(3)	2	Б-(ОП), (Л)	Т-С
L. wulfenii (Hepp) Körb.			+			+	Р	2	Б-(ОП)	*Т-ЛТ
Lecidella ssp.	+					+	С	2	Б-(ОП), (МП)	
Lecideaceae										
«*Lecidea*» *collodea* (Th. Fr.) Leight.	+			+	+	+	С	2	Б-(МП)	ПП-Т (?)
Lecidea ementiens Nyl.				+	+	+	Р	2(3)	Б-(ОП), Д	Т
L. ramulosa Th. Fr.	+				+	+	С	3	Б-(ОП), МП	ПП-Т
Megalariaceae										
Megalaria jemtlandica (Th. Fr. et Almq.) Fryday	+						ОР(1)	1	Б	Т
Micareaceae										
Micarea incrassata Hedl.	+		+			+	С	2(3)	МП-Б	(ПП)-Т
Mycoblastaceae										
Mycoblastus alpinus (Fr.) Hellb.	+					+	ОР(2)	2	Б	Т-(ХЛ)
M. sanguinarius (L.) Norman	+				+	+	Р	1(2)	Б-(ОП)	Т-ХЛ
Mycoblastus ssp.					+	+	ОР(3)	1(2)	ОП	
Pannariaceae										
Fuscopannaria praetermissa (Nyl.) P. M. Jørg.				+	+	+	Р	2	Б-(ОП), (МП)	*Т-ХЛ
F. viridescens P. M. Jørg. et Zhurb.	+				+	+	Р	2, –5 см	ОП-Б	Т
Pannaria hookeri (Sm.) Nyl.	+						ОР(3)	2	К, Щ-(Б),-(МП)	*Т
Parmeliella triptophylla (Ach.) Müll. Arg.	+			+	+		ОР(3)	1	Б	ХЛ-ШЛ
Protopannaria pezizoides (Weber.) P. M. Jørg. et S. Ekman	+	+	+	+	+	+	ОЧ	2(3)	ОП-(Б), МП-(Б), Б, (Д)	ПП-ХЛ
Psoroma hypnorum (Vahl) Gray	+	+	+		+	+	Ч	2	Б-(ОП), МП-(Б)	*ПП-ХЛ
Parmeliaceae										
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	+		+	+	+	+	Ч	2	ОП-(Б), Б, (МП-Щ)	*ПП-Т-(севХЛ)
A. ochroleuca (Hoffm.) A. Massal.	+		+		+	+	С	2	ОП-(Б), Б, (МП-Щ)	ПП-Т-(севХЛ)
Allantoparmelia alpicola (Th. Fr.) Essl.	+			+	+		Р	1	К-(Л)	ПП-Т

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Географический пункт						Встречаемость	Обилие	Субстрат	Зональная приуроченность
	бухта Солнечная	р. Лагерная	р. Голышева	р. Студеная	залив Ахматова	мыс Баранова				
Allocetraria madreporiformis (Ach.) Kärnefelt et A. Thell					+	+	С	2	Б-ОП, МП, Щ	ПП-Т
(*Arctocetraria andrejevii* (Oksner) Kärnefelt et A. Thell)						+			ОП (?)	Т-ЛТ-(севХЛ)
A. nigricascens (Nyl.) Kärnefelt et A. Thell	+		+		+	+	С	3	МП, Щ, Б-(ОП)	ПП-Т
Arctoparmelia centrifuga (L.) Hale	+					+	ОР(2)	1	К-(Б)	Т-ХЛ
A. incurva (Pers.) Hale	+					+	ОР(3)	1	Щ-(Б), К	Т-(ХЛ)
A. separata (Th. Fr.) Hale	+				+	+	Р	2	Б-(Л), Щ, К	Т-севХЛ
Brodoa oroarctica (Krog) Goward	+		+	+	+	+	С	2	Щ-(Б), К	ПП-Т-(ЛТ)
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnefelt	+				+	+	С	2(3)	ОП-Б, (МП-Щ)	ПП-Т-(ЛТ)
Bryoria chalybeiformis (L.) Brodo et D. Hawksw.					+	+	ОР(2)	2	ОП-Б	Т-ХЛ
B. nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.	+				+	+	С	2	ОП-Б-(К)	ПП-Т-(ЛТ)
Bryoria ssp.	+				+	+	Р	1	ОП-Б	
Cetraria aculeata (Schreb.) Fr.	+			+	+	+	Р	2	ОП-Б	*(Т)-ХЛ-ШЛ
C. islandica (L.) Ach. subsp. *islandica*, subsp. *crispiformis* (Räsänen) Kärnefelt, f. *sorediata* Arn.	+		+		+	+	ОЧ	2(3)	ОП-Б, (МП), (Щ)	*ПП-ХЛ
C. muricata (Ach.) Eckfeldt					+	+	С	2	ОП-Б	(Т)-ХЛ-ШЛ-(С)
C. nigricans Nyl.	+		+	+	+	+	С	3, −8 см	К-(Б)	ПП-ЛТ
Cetrariella delisei (Schaer.) Kärnefelt et A. Thell	+		+	+	+	+	ОЧ	3	ОП-Б, МП-(Щ), Щ	ПП-ЛТ-(севХЛ)
C. fastigiata (Nyl.) Kärnefelt et A. Thell	+		+	+	+	+	С	3	ОП-Б, МП-(Щ)	ПП-ЛТ-(севХЛ)
Dactylina arctica (Richardson) Nyl.	+		+	+	+	+	Ч	3, −10 см	ОП-Б, МП-(Щ)	ПП-Т
D. ramulosa (Hook.) Tuck. (P+ и P$^-$ варианты)	+	+	+	+	+	+	Ч	2(3), −8 см	ОП-Б, МП-(Щ)	ПП-Т
Flavocetraria cucullata (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell	+	+	+		+	+	ОЧ	3	ОП-Б	ПП-севХЛ
F. nivalis (L.) Kärnefelt et A. Thell	+		+	+	+	+	С	3, −10 см	ОП-Б	ПП-севХЛ
Hypogymnia subobscura (Vain.) Poelt	+			+	+	+	С	1(2)	Б-(ОП),-(Л),-(Щ)	(ПП)-Т-(севХЛ)
Melanelia agnata (Nyl.) A. Thell						+	ОР(3)	2	Щ-(Б)	Т
M. commixta (Nyl.) A. Thell				+	+	+	Р	2(3)	К, Щ	Т-ХЛ

M. hepatizon (Ach.) A. Thell	+				+	+	С	2(3)	К, Щ-(Б),-(Л)	(ПП)-Т-ХЛ
M. stygia (L.) Essl.	+			+	+	+	ОР(3)	1	К, Щ	Т-ХЛ
Melanohalea infumata (Nyl.) O. Blanco et al.						+	ОР(1)	1	К, Щ	(Т)-ЛТ-ХЛ
Parmelia omphalodes (L.) Ach. (в основном subsp. *glacialis* Skult)	+		+		+	+	ОЧ	3	ОП, Б, К, Щ	ПП-ХЛ-(ШЛ)
Pseudephebe minuscula (Arnold) Brodo et D. Hawksw.	+			+		+	ОР(2)	1	К, Щ	*Т-(ЛТ)
P. pubescens (L.) M. Choisy	+		+		+	+	С	2(3)	Щ-(Б), К	ПП-Т-(ЛТ)
(*Tuckermannopsis inermis* (Nyl.) Kärnefelt)						+			ОП-Б (?)	Т
Vulpicida tilesii (Ach.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai	+				+	+	Р	2, −6 см	ОП-Б, МП, Щ	Т-ЛТ
Xanthoparmelia somloënsis (Gyeln.) Hale					+		ОР(1)	2, −12 см	Щ	Т-С
Physciaceae										
Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Scheid.	+					+	ОР(2)	1	С, Б	*(Т)-ХЛ-С
Anaptychia bryorum Poelt	+			+	+	+	Р	2, −4 см	Б	ПП-Т
Buellia epigaea (Pers.) Tuck.				+	+		ОР(2)	1	Б-(МП)	Т-(севХЛ)
Phaeorrhiza nimbosa (Fr.) H. Mayrhofer et Poelt	+				+	+	Р	2	Б-(МП)	*Т-ЛТ
P. sareptana (Tomin) H. Mayrhofer et Poelt var. *sphaerocarpa* (Th. Fr.) H. Mayrhofer et Poelt					+		ОР(1)	2, −10 см	Б-(Д)	*Т-ЛТ
Physcia caesia (Hoffm.) Fürnr.					+	+	ОР(3)	2	Б	*Т-С
P. dubia (Hoffm.) Lettau	+					+	ОР(2)	2	Б, К	*Т-С
(*P. phaea* (Tuck.) J. W. Thomson)						+			ОП-Б (?)	Т-ШЛ
Physconia muscigena (Ach.) Poelt	+			+	+	+	С	2, −9 см	Б-(МП)	*(ПП)-Т-ХЛ
Rinodina mniaraea (Ach.) Körb. var. *mniaraea*, var. *cinnamomea* Th. Fr., var. *mniaraeiza* (Nyl.) H. Magn.	+	+	+	+	+	+	Ч	1(2)	Б-(МП)	ПП-Т-(севХЛ)
R. olivaceobrunnea C. W. Dodge et G. E. Baker	+			+		+	Р	1	Б, С	*Т-ЛТ
P. roscida (Sommerf.) Arnold	+			+	+	+	С	2	Б-(МП)	(ПП)-Т-ЛТ
R. turfacea (Wahlenb.) Körb.	+	+	+		+	+	Ч	2	Б-(МП), (Л)	ПП-ЛТ
Tetramelas geophilus (Sommerf.) Norman					+		ОР(2)	1	Б, Л	Т-(севХЛ)
T. insignis (Hepp) Kalb	+			+	+	+	С	2	Б	ПП-Т-(ХЛ)
T. papillatus (Sommerf.) Kalb	+		+	+		+	С	2	Б-(МП)	*ПП-Т
T. pulverulentus (Anzi) A. Nordin et Tibell							ОР(1)	1	Л	Т-ХЛ
Psoraceae										
Lecidoma demissum (Rutstr.) Gotth. Schneid. et Hertel						+	ОР(1)	2	Б-(МП)	*Т-ЛТ
Protoblastenia terricola (Anzi) Lynge					+		ОР(2)	2	МП	Т-(ЛТ)

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Географический пункт						Встречаемость	Обилие	Субстрат	Зональная приуроченность
	бухта Солнечная	р. Лагерная	р. Голышева	р. Студеная	залив Ахматова	мыс Баранова				
Psora decipiens (Hedw.) Hoffm.					+		ОР(1)	1	МП	Т-ШЛ-(С)
P. rubiformis (Ach.) Hook.					+		ОР(2)	1	МП-(Б)	Т-(ЛТ)
Sphaerophoraceae										
Sphaerophorus fragilis (L.) Pers.	+		+	+	+	+	С	2(3)	К, Щ	ПП-Т
S. globosus (Huds.) Vain.	+				+	+	Ч	2(3), −12 см	Б-ОП, (МП)	*ПП-Т
Stereocaulaceae										
Stereocaulon alpinum Funck	+		+		+	+	Ч	2	ОП-Б, (МП), (Щ)	*ПП-севХЛ
S. arcticum Lynge	+					+	Р	2	Щ, МП-(Щ),-(Б)	Т
S. arenarium (Savicz) I. M. Lamb						+	ОР(3)	1	МП-(Б)	Т
S. botryosum Ach.	+		+			+	С	2	Щ, К	ПП-ЛТ
S. depressum (Frey) I. M. Lamb						+	Р	1(2)	Щ	Т-ЛТ
S. glareosum (Savicz) H. Magn.				+		+	ОР(2)	1	МП-Щ	Т-ХЛ
S. groenlandicum (E. Dahl) I. M. Lamb	+	+	+	+		+	С	3, −5 см	Щ-(МП)	ПП-ЛТ
S. rivulorum H. Magn.	+		+		+	+	ОЧ	3	МП-Щ-(Б), Щ, (МП)	ПП-ЛТ
subord. *Cladoniineae* inc. sed.										
Myxobilimbia lobulata (Sommerf.) Hafellner	+				+	+	С	2	МП-(Б)	*(ПП)-Т-ХЛ-(ШЛ)
Lecanorales inc. sed.										
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer. var. *vermicularis*, var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer.	+		+		+	+	ОЧ	2(3)	ОП-Б, (МП)	ПП-ЛТ
Lichinales										
Lichinaceae										
Euopsis pulvinata (Schaer.) Vain.	+				+		ОР(2)	1	МП-(Б)	Т-(ХЛ)

Patellariales										
Arthrorhaphidaceae										
Arthrorhaphis alpina (Schaer.) R. Sant.	+						ОР(2)	1	МП-(Б)	*Т
A. vacillans Th. Fr.	+		+		+		Р	1	МП	Т
Arthrorhaphis ssp.	+		+		+		С	1(2)	МП	
Peltigerales										
Lobariaceae										
Lobaria linita (Ach.) Rabenh.	+	+		+	+	+	С	2, −14 см	Б, С	Т-ЛТ
Sticta arctica Degel.	+				+	+	С	2, −14 см	Б	(ПП)-Т
Nephromataceae										
Nephroma expallidum (Nyl.) Nyl.	+				+	+	С	2, −8 см	Б-(ОП),-(С)	(ПП)-Т-ЛТ
Peltigeraceae										
Peltigera apthosa (L.) Willd.	+	+	+	+	+	+	С	2	Б-(ОП)	ПП-ХЛ-(ШЛ)
P. canina (L.) Willd.	+		+	+	+	+	Ч	2, −15 см	Б-(ОП), (МП), (Д)	ПП-ШЛ
P. didactyla (With.) J. R. Laundon (включая var. *extenuata* (Vain.) Goffinet et Hastings)	+		+		+	+	С	2	Б-(ОП), (МП)	*ПП-С
P. frippii Holt.-Hartw.	+			+		+	Р	2	Б-(ОП), (МП-Щ)	Т-севХЛ
P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln.	+				+	+	С	2	Б-(ОП)	ПП-ХЛ-(ШЛ)
P. lyngei Gyeln.	+					+	ОР(2)	2	МП	ПП-Т
P. malacea (Ach.) Funck	+				+		ОР(3)	2	Б-(ОП)	Т-ШЛ
P. neckeri Müll. Arg.	+						ОР(1)	1(2)	Б-(ОП)	*Т-ШЛ
P. cf. *polydactylon* (Neck.) Hoffm.				+	+		ОР(1)	1	МП	ХЛ-ШЛ
P. rufescens (Weiss) Humb.	+		+	+		+	Р	2	Б, (МП-Щ)	*ПП-ШЛ
P. scabrosa Th. Fr.	+		+				С	2	Б-(ОП)	ПП-ХЛ
P. scabrosella Holt.-Hartw.	+						ОР(1)	1	Б-(ОП)	Т-ХЛ
P. venosa (L.) Hoffm. (включая сине-зеленый фототип)	+					+	Р	1	МП-(Б)	Т-ШЛ
Peltigera ssp.	+		+	+	+		С	2	Б-(ОП)	
Solorina bispora Nyl. var. *subspongiosa* (Zschacke) Frey	+				+	+	С	1(2)	МП-(Б), (ОП-Б)	ПП-ЛТ
S. crocea (L.) Ach.	+		+		+	+	Ч	3	МП-(Щ),-(Б)	ПП-ЛТ
S. octospora (Arnold) Arnold					+		ОР(1)	1(2)	Б-(МП)	Т
S. saccata (L.) Ach.					+	+	ОР(2)	1(2)	Б-ОР	Т-ХЛ

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Географический пункт						Встречаемость	Обилие	Субстрат	Зональная приуроченность
	бухта Солнечная	р. Лагерная	р. Голышева	р. Студеная	залив Ахматова	мыс Баранова				
Placynthiaceae										
Placynthium nigrum (Huds.) Gray					+	+	ОР(1)	1	Щ-Б	Т-С
Polychidium muscicola (Sw.) Gray	+					+	Р	1	Б-(МП)	(Т)-ХЛ-(ШЛ)
Pertusariales										
Megasporaceae										
Megaspora verrucosa (Ach.) Hafellner et V. Wirth	+	+			+	+	С	1(2)	Б-(МП), (МП)	*(ПП)-Т-ХЛ
Pertusariaceae										
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold	+		+	+	+	+	С	1(2)	Б-(МП)	(ПП)-Т-ХЛ
O. frigida (Sw.) Lynge (включая f. *lapuënsis* (Vain.) Tønsberg)	+		+		+	+	ОЧ	3	Б-(ОП), (МП), (Л)	*ПП-Т-(ЛТ)
O. grimmiae Lynge	+					+	ОР(1)	1	Б	Т
O. cf. *gyalectina* (Nyl.) Zahlbr.				+		+	ОР(1)	1	Б	Т
O. inaequatula (Nyl.) Zahlbr.	+		+		+	+	С	2	Б-(ОП), (МП-Д)	(ПП)-Т-(ЛТ)
O. cf. *upsaliensis* (L.) A. Massal.					+		ОР(1)	1(2)	Б-С	Т-(ХЛ)
Ochrolechia ssp.	+			+			С	1(2)	Б-(ОП)	
Pertusaria bryontha (Ach.) Nyl.	+				+	+	С	2	Б-(МП), (Д)	(ПП)-Т-(ЛТ)
P. coriacea (Th. Fr.) Th. Fr.	+				+	+	С	2(3)	Б-(МП), (МП), (Щ)	(ПП)-Т-(ЛТ)
P. dactylina (Ach.) Nyl.	+		+		+	+	С	1(2)	Б-(ОП)	(ПП)-Т-(ЛТ)
P. geminipara (Th. Fr.) Brodo			+		+	+	Р	1(2)	Б	Т-ЛТ
P. glomerata (Ach.) Schaer.	+			+	+	+	Р	1(2)	Б	Т-ЛТ
P. octomela (Norman) Erichsen	+						Р	1(2)	Б	Т-ЛТ
P. oculata (Dicks.) Th. Fr.	+					+	Р	1	Б	Т-ЛТ
P. panyrga (Ach.) A. Massal.	+				+		Р	1(2)	Б	*Т-ЛТ

P. cf. *subdactylina* Nyl.	+						ОР(3)	1	Б	Т
P. cf. *subobducens* Nyl.					+		ОР(1)	1(2)	Б	Т-(ЛТ)
Pertusaria ssp.	+						С	2	Б-(ОП)	
Teloschistales										
Teloschistaceae										
Caloplaca ammiospila (Wahlenb.) H. Olivier	+	+	+	+	+	+	Ч	2	Б, (МП), (С), (В), (Л)	*ПП-Т-(севХЛ)
C. cerina (Hedw.) Th. Fr. var. *chloroleuca* (Sm.) Th. Fr.	+	+	+	+	+	+	С	2	Б, С, (В), (Л)	*ПП-Т-(севХЛ)
C. jungermanniae (Vahl) Th. Fr.	+						ОР(3)	1	Б	Т-(севХЛ)
C. phaeocarpella (Nyl.) Zahlbr.	+						ОР(1)	1	С	*Т-ХЛ
C. psoricida E. S. Hansen, Poelt et Søchting				+	+		ОР(1)	1	Л	ПП-Т?
C. tetraspora (Nyl.) H. Olivier	+	+		+	+	+	С	2	Б, (С), (Л)	*ПП-Т-(севХЛ)
C. tiroliensis Zahlbr.	+	+			+	+	Ч	2	Б, С, (МП), (Л)	*ПП-Т-(севХЛ)
Fulgensia bracteata (Hoffm.) Räsänen					+	+	Р	1(2)	МП-(Б)	Т-ШЛ-(С)
Rusavskia elegans (Link) S. Kondr. et Kärnefelt (включая f. *subfruticulosa* (Elenkin) Zhurb.)	+				+	+	С	3, −1 см	МП-Щ-(Б), К	*ПП-С
Trichotheliales										
Trichotheliaceae										
Segestria mammillosa Th. Fr.	+						ОР(1)	1	Б	ПП-Т (?)
Verrucariales										
Verrucariaceae										
Agonimia gelatinosa (Ach.) M. Brand et Diederich	+					+	Р	1(2)	Б	Т-ХЛ
A. tristicula (Nyl.) Zahlbr.	+			+			ОР(1)	1	Б	*ХЛ-ШЛ
Catapyrenium cinereum (Pers.) Körb.	+				+	+	Р	2	МП, Б-(МП)	Т-(ХЛ)
C. daedaleum (Kremp.) Stein	+						ОР(1)	1	Б	*Т-ЛТ
Dermatocarpon miniatum var. *complicatum* (Lightf.) Th. Fr.					+	+	ОР(3)	2, −12 см	Щ, К	Т-ХЛ
Placidiopsis pseudocinerea Breuss					+	+	ОР(2)	1	МП-Б	Т
Placidium squamulosum (Ach.) Breuss					+		ОР(1)	2, −12 см	МП-Щ-Д	ХЛ-С
Polyblastia gothica Th. Fr.	+		+				Р	1	МП-(Б)	*Т-ЛТ
P. sendtneri Kremp.	+				+		Р	1	МП-(Б)	Т-ЛТ
P. terrestris Th. Fr.	+				+	+	Р	1(2)	МП-(Б)	Т-ЛТ
P. theleodes (Sommerf.) Th. Fr.						+	ОР(1)	1	Щ	Т-ЛТ

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Географический пункт						Встречаемость	Обилие	Субстрат	Зональная приуроченность
	бухта Солнечная	р. Лагерная	р. Голышева	р. Студеная	залив Ахматова	мыс Баранова				
Lecanoromycetidae inc. sed.										
Baeomycetaceae										
Baeomyces carneus Flörke	+					+	OP(1)	1	Б	Т-ХЛ
B. placophyllus Ach.	+						OP(1)	1	МП	Т-севХЛ
B. rufus (Huds.) Rebent.					+	+	Р	1	МП-(Щ)	Т-ШЛ
Ascomycetes inc. sed.										
Gomphillaceae										
Rhexophiale rhexoblephara (Nyl.) Hellb.	+				+	+	Р	1(2)	Б-(МП)	Т
Icmadophilaceae										
(*Dibaeis baeomyces* (L. fil.) Rambold et Hertel)					+	+			МП (?)	(Т)-ХЛ-ШЛ
Siphula ceratites (Wahlenb.) Fr.	+				+	+	С	3	МП-Б	ПП-Т-(ЛТ)
Protothelenellaceae										
Protothelenella sphinctrinoidella (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt	+						OP(2)	1	Б, Д-МП	*Т-(ХЛ)
P. sphinctrinoides (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt	+						OP(1)	1	Б-МП	Т-ЛТ
anamorphic *Ascomycetes*										
Cystocoleus ebeneus (Dillwyn) Thwaites	+				+	+	Р	2, −3 см	Б, МП	Т-ХЛ
Lepraria cacuminum (A. Massal.) Loht.				+		+	OP(1)	1	Б-МП	*Т-ХЛ
L. cf. *vouauxii* (Hue) R. C. Harris	+				+	+	С	3	Б-МП, МП	ПП(Т)
Lepraria ssp.	+	+			+	+	С	1	Б-(ОП),-(МП), МП-Б, (Б), (МП)	

Примечание. Сокращенные обозначения в колонках встречаемости, обилия, субстратов и зональной приуроченности таксонов раскрыты в главе «Материалы и методы».

По размеру лишайники обычно подразделяются на макро- и микролишайники (см., например, Thomson, 1984, 1997). При интуитивной понятности такого деления его критерии не всегда формулируются. В дополнение к названным категориям мы выделили также мезолишайники и приняли за основу подразделения длину наибольшей оси базового элемента структуры таллома (гранулы, бородавки, ареолы, чешуйки, лопасти, веточки или листа): микро — < 0.5 см, мезо — 0.5—1 см, макро — > 1 см. Величина плодовых тел лишайников при этом не учитывалась. Отметим, что ряд видов микролишайников (например, *Lecidea ramulosa*, *Micarea incrassata*, *Ochrolechia frigida*, *Pertusaria coriacea*, *Protopannaria pezizoides*, *Rinodina mniaraea* var. *mniaraeiza*) нередко образуют на острове крупные, бросающиеся в глаза пятна или даже содоминируют в сообществах.

Разнообразие форм таллома анализируемых лишайников (внутреннее, исчезающее, лепрозное, гранулированное, пленчатое, корковое, ареолированное, бородавчатое, бугорчатое, пальцевидное, цилиндрическое, кубковидное, ветвистое, кустовидное, с гомфом, чешуйчатое, лопастное, листовидное) мы свели к 5 обобщенным морфотипам: накипному, чешуйчатому, лопастному, листоватому и кустистому (виды рода *Cetraria* s. l. мы относим при этом к лопастному морфотипу).

Субстратный анализ лихенофлоры основан на выделении 9 типов субстрата (табл. 2): более или менее отмершие бриофиты (Б), сосудистые растения (С), лишайники (Л) и пленчатые напочвенные водоросли (В), а также детрит (Д), органическая почва (ОП), минеральная почва (МП), щебень (Щ) и мелкие камни, расположенные в припочвенном горизонте (К). Наряду с основными мы выделяли дополнительные субстраты, на которых вид отмечался спорадически и/или с гораздо меньшим обилием. В табл. 2 в скобках указаны дополнительные субстраты, через дефис — сочетающиеся. Известно, что на зональной трансекте у ряда видов меняются предпочтительные субстраты, поэтому субстратная приуроченность вида охарактеризована в пределах исследуемой территории, а не ареала в целом. Так, например, *Schaereria cinereorufa* обычно является эпилитом, однако здесь была найдена только на бриофитах и на этом основании отнесена к соответствующей субстратной группе. Дополнительно каждый вид был проанализирован по плотности его прикрепления к субстрату и по доле общей площади его слоевища, соприкасающейся с субстратом (по 3 градации в обоих случаях).

На основании анализа оригинальных данных (для зоны полярных пустынь в основном по Северной Земле, а также по Земле Франца-Иосифа и о-ву Беннетта) и литературы (Ahti, 1964; Пийн, 1979а, б, 1984; Голубкова, 1981; Thomson, 1984, 1997; Куваев, 1985; Седельникова, 1985, 1990, 1993, 2001а, б; Бязров, 1989; Макрый, 1990; Goward, Ahti, 1992; Purvis et al., 1992; Hallingbäck, 1995; Zhurbenko, 1996; Kondratyuk et al., 1998; Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998; Jüriado et al., 1999; Ходосовцев, 1999; Diederich, Sérusiaux, 2000; Журбенко, 2000; Brodo et al., 2001; Hafellner, Türk, 2001; Кулаков, 2002) мы провели сравнение активности видов в различных растительно-климатических зональных выделах Голарктики на трансекте: полярные пустыни (ПП) — тундры (Т) — лесотундра (ЛТ) — хвойные таежные леса (ХЛ), с подвыделом северотаежные леса (севХЛ) — широколиственные леса (ШЛ) — степи (С). Зональное деление Таймыро-Североземельской области дано по Н. В. Матвеевой (1998). Активность видов оценивалась нами в соответствии с представлениями Б. А. Юрцева (1968) на основании их встречаемости, обилия, фертильности и спектра освоенных экотопов. Результаты этого анализа отражены в табл. 2, где для каждого вида указаны зональные выделы, в которых он наиболее активен (в скобках даны выделы, где активность вида значительна, но меньше,

чем в основных). Не вызывает сомнения, что полученные таким образом оценки зонального поведения видов в значительной мере являются: 1) экспертными (равно как и многие предшествующие им; см., например: Трасс, 1970; Голубкова, 1983); 2) основанными на небесспорном, но широко распространенном допущении, что зональное поведение видов лишайников в пределах Голарктики сходно. На основе представленной в табл. 2 информации мы выделяем в лихенофлоре 9 зональных элементов: арктический (А), арктобореальный (АБ), аркто-гипоарктический (АГА), аркто-неморальный (АН), арктостепной (АС), бореальный (Б), бореально-неморальный (БН), бореально-степной (БС), гипоаркто-бореальный (ГАБ). Поскольку все рассматриваемые виды лишайников, активные в зоне полярных пустынь, активны по крайней мере и в тундровой зоне, мы не выделили для них особого «полярно-пустынного» зонального элемента, а рассматриваем их в составе «арктического» или одного из «аркто-...» элементов.

Анализ лихенофлоры

Богатство лихенофлоры и новые данные о видовом составе. В настоящее время для о-ва Большевик известны 223 вида напочвенных лишайников,[4] относящиеся к 93 родам, 36 семействам и 10 порядкам. 135 видов являются новыми для Северной Земли, в том числе *Caloplaca psoricida* — новый для России, а 5 видов (*Catapyrenium squamulosum*, *Cystocoleus ebeneus*, *Lepraria cacuminum*, *Melanelia agnata*, *Peltigera frippii*) и 2 разновидности (*Phaeorrhiza sareptana* var. *sphaerocarpa* и *Solorina bispora* var. *subspongiosa*) — новые для Российской Арктики. Из напочвенных лишайников, отмеченных на архипелаге Северная Земля, на о-ве Большевик не были найдены только 2 редких вида (*Biatorella contigua* N. S. Golubk. et Piin, *Squamarina cartilaginea* (With.) P. James f. *pseudocrassa* (Mattick) Poelt), обнаруженные на соседнем о-ве Октябрьской Революции (Журбенко, Гаврило, 2005). Хотя флора напочвенных лишайников о-ва Большевик и обеднена отсутствием карбонатных субстратов, с которыми в этих широтах связаны такие виды, как *Caloplaca tominii* Savicz, *Seirophora contortuplicata* (Ach.) Frödén, *Toninia sedifolia* (Scop.) Timdal, она — самая богатая из известных локальных лихенофлор зоны полярных пустынь. Как видно из табл. 3, видовое богатство наиболее полно выявленных конкретных напочвенных лихенофлор Таймыро-Североземельской области находится примерно на одном уровне в полярных пустынях и арктических тундрах и несколько увеличивается в южных тундрах. Зарегистрированное родо-видовое богатство напочвенных лишайников о-ва Большевик в целом (93 рода / 223 вида) соответствует таковому подзон тундровой зоны Таймыра, где для южных тундр известно 76 / 197, для типичных — 77 / 209, а для арктических — 85 родов / 218 видов лишайников (по: Zhurbenko, 1996). Несколько более высокий уровень таксономического богатства напочвенной лихенофлоры о-ва Большевик по сравнению с лихенофлорами Таймыра объясняется, вероятно, более высокой степенью ее выявления и бо́льшим участием в ней видов, ассоциированных с каменистым субстратом.

Таксономическая структура. В пределах 36 выявленных семейств виды распределены следующим образом. Десять ведущих семейств (8 и более видов в каждом) объединяет 164 вида, что составляет 74 % лихенофлоры острова (табл. 4).

[4] В настоящую статью практически не включены данные по эпилитам, с учетом которых выявленное богатство лихенофлоры о-ва Большевик — около 300 видов.

ТАБЛИЦА 3

Видовое богатство конкретных напочвенных лихенофлор зон тундр и полярных пустынь Таймыро-Североземельской области

Зона	Подзона	Конкретная напочвенная лихенофлора	Число видов
Полярные пустыни		Мыс Баранова, о-в Большевик	166 (180)
		Бухта Солнечная, о-в Большевик	160 (180)
		Мыс Челюскин, п-ов Таймыр (Пийн, 1979а)	125 (160)
Тундры	Арктические тундры	Бухта Марии Прончищевой, п-ов Таймыр (Пийн, 1979б)	142 (180)
	Южные тундры	Пос. Кресты Таймырские, п-ов Таймыр (Пийн, 1984)	178 (230)

Примечание. В скобках указано ожидаемое число видов во флоре с учетом образцов, не определенных до вида.

Самые богатые семейства — *Parmeliaceae* и *Cladoniaceae* (35 и 34 вида), *Peltigeraceae*, *Physciaceae* и *Pertusariaceae* (по 16—18 видов), *Verrucariaceae* (11 видов), *Teloschistaceae* (9 видов), *Collemataceae*, *Lecanoraceae*, *Stereocaulaceae* (по 8 видов). В остальных семействах число видов следующее: 6 видов в *Pannariaceae*, 5 — в *Bacidiaceae*, 4 — в *Psoraceae*, по 3 — в *Baeomycetaceae*, *Candelariaceae* и *Lecideaceae*, а в оставшихся 19 семействах — по 1—2 вида. Восемь ведущих родов включают 5 и более видов (табл. 5). Лидирует род *Cladonia* (32 вида) и далее по нисходящей идут *Peltigera* (13 видов), *Pertusaria* (10 видов), *Stereocaulon* (8 видов), *Caloplaca* (7 видов), *Ochrolechia* (6 видов), *Lecanora* и *Leptogium* (по 5 видов). Вместе они объединяют 91 вид, или 40 % лихенофлоры. Примерно столько же (96 видов) содержат 1—2-видовые роды, что составляет 43 % флоры; остальные 17 % приходятся на 10 родов с 3—4 видами. Наборы ведущих семейств и родов напочвен-

ТАБЛИЦА 4

Ведущие по числу видов семейства напочвенных лихенофлор зоны полярных пустынь (о-в Большевик) и подзон тундровой зоны (п-ов Таймыр)

Семейство	Полярные пустыни		Арктические тундры		Типичние тундры		Южные тундры	
	место во флоре	число видов/родов	место во флоре	число видов/родов	место во флоре	число видов/родов	место во флоре	число видов/родов
Parmeliaceae	1	35/21	1	31/15	2	32/14	2	28/15
Cladoniaceae	2	34/2	2	28/1	1	39/1	1	37/2
Peltigeraceae	3	17/2	3	18/2	3	20/2	4	16/2
Physciaceae	4	17/8	5	13/7	5	12/6	5	9/5
Pertusariaceae	5	16/2	4	17/3	4	17/3	3	17/3
Verrucariaceae	6	11/6	9—10	7/4	10—11	5/3	10	6/4
Teloschistaceae	7	9/3	7	11/3	6	9/1	9	7/1
Collemataceae	8—9	8/3	6	12/3	9	7/3	8	7/2
Lecanoraceae	8—9	8/3	9—10	7/4	10—11	5/3	6—7	7/3
Stereocaulaceae	10	8/1	11	7/1	7	8/1	11—12	6/1
Bacidiaceae	11—12	5/4	8	8/4	8	7/4	6—7	7/3
Lecideaceae	14—16	3/1	16—18	3/1	12	4/2	11—12	6/1

Примечание. Зональное распределение лишайников на Таймыре взято по Zhurbenko (1996).

ТАБЛИЦА 5

Ведущие по числу видов роды напочвенных лихенофлор зоны полярных пустынь (о-в Большевик) и подзон тундровой зоны (п-ов Таймыр)

Род	Полярные пустыни		Арктические тундры		Типичные тундры		Южные тундры	
	место во флоре	число видов	место во флоре	число видов	место во флоре	число видов	место во флоре	число видов
Cladonia	1	32	1	28	1	39	1	36
Peltigera	2	13	2	13	2	15	2—3	11
Pertusaria	3	10	3	10	3	10	2—3	11
Stereocaulon	4	8	5—6	7	5	8	5—7	6
Caloplaca	5	7	4	9	4	9	4	7
Ochrolechia	6	6	7—8	6	6—8	6	8—10	5
Lecanora	7—8	5	14—22	3	18—36	2	14—17	3
Leptogium	7—8	5	9—10	5	10—11	4	8—10	5
Solorina	9—13	4	9—10	5	9	5	8—10	5
Cetraria	9—13	4	5—6	7	6—8	6	5—7	6
Polyblastia	9—13	4	14—22	3	18—36	2	14—17	3
Rinodina	9—13	4	11—13	4	10—11	4	11—13	4

Примечание. Зональное распределение лишайников на Таймыре взято по Zhurbenko (1996).

ных лихенофлор на широтном градиенте от южных тундр до полярных пустынь варьируют слабо. Первые 5 семейств и родов везде одни и те же.

Активность видов. Встречаемость, обилие и проективное покрытие являются одними из основных составляющих активности видов в ландшафте. Наиболее часто встречающимся видом на острове является *Thamnolia vermicularis*, отмеченная на 147 из 207 пробных площадок. Более чем на 100 пробных площадках встречены также (в порядке убывания встречаемости): *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria islandica*, *Protopannaria pezizoides*, *Stereocaulon rivulorum*, *Cladonia pyxidata*, *Ochrolechia frigida*, *Cetrariella delisei*, *Cladonia pocillum* и *Cladonia stricta* s. l. Группа видов, встреченных в диапазоне от 51 до 100 пробных площадок, включает *Psoroma hypnorum*, *Rinodina turfacea*, *Parmelia omphalodes*, *Dactylina arctica*, *D. ramulosa*, *Solorina crocea*, *Peltigera canina*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon alpinum*, *Cladonia macroceras*, *Alectoria nigricans*, *Caloplaca ammiospila* и *Caloplaca tiroliensis*. Виды, отмеченные в диапазоне от 21 до 50 пробных площадок: *Arctocetraria nigricascens*, *Pertusaria glomerata*, *Caloplaca cerina*, *Collema ceraniscum*, *Japewia tornoënsis*, *Lopadium coralloideum*, *Cetrariella fastigiata*, *Micarea incrassata*, *Peltigera apthosa*, *Cladonia coccifera*, *Alectoria ochroleuca*, *Lepraria* cf. *vouauxii*, *Bryocaulon divergens*, *Bryonora castanea*, *Ochrolechia inaequatula*, *Pseudephebe pubescens*, *Cetraria nigricans*, *Siphula ceratites*, *Caloplaca tetraspora*, *Lecidea ramulosa*, *Peltigera leucophlebia*, *Stereocaulon botryosum*, *Cladonia rangiferina*, *Hypogymnia subobscura*, *Sticta arctica*, *Peltigera didactyla*, *Cladonia arbuscula*, *Sphaerophorus fragilis*, *Brodoa oroarctica*, *Flavocetraria nivalis*, *Rinodina mniaraea*, *Megaspora verrucosa*, *Solorina bispora* и *Arctomia delicatula*. Около 30 % видов были встречены всего 1 или 2 раза, чем и объясняется резкое увеличение флористического списка при объединении данных по нескольким конкретным лихенофлорам.

В число лишайников с наибольшим проективным покрытием, доминирующих хотя бы в одном типе растительных сообществ на острове, входят: *Arctocetraria nigricascens*, *Cetraria nigricans*, *Cetrariella delisei*, *C. fastigiata*, *Cladonia macroceras*, *C. stricta* s. l., *Dactylina arctica*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Lecidea ramulosa*,

Lepraria cf. *vouauxii*, *Ochrolechia frigida*, *Parmelia omphalodes* subsp. *glacialis*, *Siphula ceratites*, *Solorina crocea*, *Stereocaulon groenlandicum*, *S. rivulorum*, *Rusavskia elegans* f. *subfruticulosa*. В группу субдоминантов входят такие виды, как *Dactylina ramulosa*, *Sphaerophorus globosus*, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria islandica*, *Lecidea ementiens*, *Lobothallia melanaspis*, *Melanelia commixta*, *M. hepatizon*, *Micarea incrassata*, *Pertusaria coriacea*, *Protopannaria pezizoides*, *Pseudephebe pubescens*, *Sphaerophorus fragilis*, *Thamnolia vermicularis*.

Следует также отметить, что на фоне разорванного в целом растительного покрова острова нередко наблюдались необычайно крупные размеры отдельных особей лишайников или их клонов. Примечательно, что такое пышное развитие было отмечено и у целого ряда видов, найденных на острове единично, таких как *Anaptychia bryorum*, *Cladonia subulata*, *C. thomsonii*, *Dermatocarpon miniatum* var. *complicatum*, *Lecidoma demissum*, *Lobothallia melanaspis*, *Peltigera neckeri*, *Phaeorrhiza sareptana* var. *sphaerocarpa*, *Placidium squamulosum*, *Protoblastenia terricola*, *Psora rubiformis*, *Xanthoparmelia somloënsis*. В качестве рабочей гипотезы, подлежащей проверке, можно высказать предположение, что такое рассеянное, «случайное» распределение многих видов лишайников в ландшафте, при котором ими осваиваются только некоторые из многих подходящих экотопов (часто в сочетании с высокой жизненностью в местах «укоренения»), является одной из особенностей растительного покрова полярных пустынь.

Размеры и морфотипы. Анализируемая лихенофлора на 52 % состоит из микро-, на 41 % — из макро- и на 7 % — из мезолишайников (*Anaptychia bryorum*, *Leptogium gelatinosum*, *Peltigera venosa*, *Psora decipiens* и др.). Среди морфотипов напочвенных лишайников преобладают накипные (45 %) и кустистые (19 %), лопастные формы составляют 16 %, а листоватые и чешуйчатые — по 10 %. Размеры отдельных талломов, особенно у более крупных видов, сильно варьируют в зависимости от условий произрастания, в неблагоприятных условиях часто встречаются низкорослые («f. *minor*»), распростертые или вжатые в субстрат экземпляры. Так, например, кустистый напочвенный лишайник *Allocetraria madreporiformis*, прижимаясь к щебню, может прирастать к нему и принимать плакоидный облик. У некоторых лопастных (*Brodoa oroarctica*, *Melanelia stygia*, *Rusavskia elegans*) и даже накипных (*Protopannaria pezizoides*) лишайников отмечались необычные экземпляры с восходящими цилиндрическими лопастями или чешуйками. Подобные экземпляры *Melanelia stygia* выделялись некоторыми исследователями в самостоятельный вид *Parmelia teretiuscula* Oksner. Наряду с «карликовостью» прослеживалась тенденция к образованию подушковидной жизненной формы (нередко крупных размеров), отмеченная у различных морфотипов лишайников: кустистых (виды *Cladonia*, *Dactylina* и др.), лопастных (*Arctocetraria nigricascens*, *Cetraria islandica*, *C. nigricans*, *Vulpicida tilesii* и др.), листоватых (например, виды *Peltigera*). Куртинки кустистых макролишайников, таких как *Cladonia macroceras*, *Dactylina* ssp., *Siphula ceratites*, *Sphaerophorus* ssp., часто были обточены снежной коррозией. Интересно, что нами были найдены куртинки *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis* с сильно уплощенным (а не цилиндрическим, как обычно) талломом. Сходные уплощенные образцы *Thamnolia vermicularis* с северного побережья Таймыра были ошибочно, на наш взгляд, отнесены Kärnefelt, Thell (1995) к подвиду *solida* (Sato) W. A. Weber, действительное распространение которого связано с высокогорьями Анд в Южной Америке.

Субстратный анализ. На рис. 2 показано распределение напочвенных лишайников о-ва Большевик по типам субстрата и то, в какой мере тот или иной тип субстрата является для них уникальным, основным, но не единственным, или

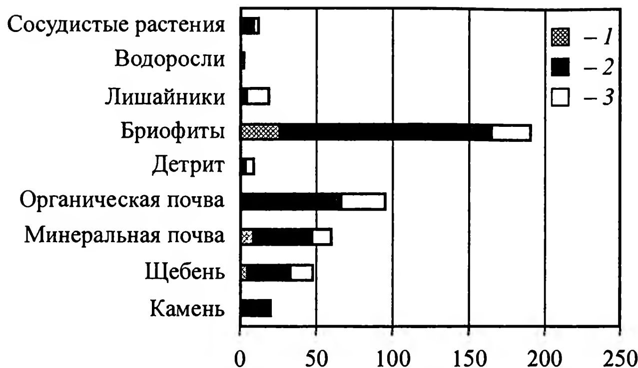


Рис. 2. Приуроченность напочвенных лишайников о-ва Большевик к различным типам субстратов и субстратная специфичность.

По оси абсцисс — число видов лишайников; по оси ординат — типы субстратов. *1* — единственный субстрат; *2* — основной, но не единственный; *3* — дополнительный субстрат.

дополнительным. Большинство видов (80 %) осваивает несколько типов субстрата, при этом для 49 % видов основными являются 2 и более субстрата.

Наибольшее число видов (191, или 86 %) встречены на бриофитах, при этом 27 видов (12 %) найдены только на них — *Agonimia tristicula*, *Anaptychia bryorum*, *Arctomia interfixa*, *Bacidia bagliettoana*, *Leciophysma finmarkicum*, *Parmeliella triptophylla*, *Pertusaria panyrga*, *Schadonia fecunda*, *Tetramelas geophilus* и др. Для 138 видов (62 %) бриофиты являются не единственным, но основным субстратом (наряду с другими основными или дополнительными), а 26 видов (12 %) переходят на бриофиты как на дополнительный субстрат с основных субстратов. Отметим как особую форму мохового субстрата плотные корки печеночников, где найдены типичные эпилиты *Melanelia hepatizon* и *Pseudephebe pubescens*, а также *Pertusaria oculata*, обычно растущая на эпилитных мхах, и *Pilophorus dovrensis*, характерный для минеральной почвы.

113 видов (51 %) связаны с органической или минеральной почвой в качестве единственного или одного из основных субстратов. Все виды, отмеченные на органической почве, за исключением одного, растут также на других субстратах, в основном на / среди бриофитов в составе мохово-лишайниковых дернинок. В то же время только на минеральной почве были найдены 9 видов (*Arthroraphis vacillans*, *Baeomyces placophyllus*, *Peltigera lyngei*, *Protoblastenia terricola*, *Psora decipiens*, *Toninia squalida* и др.). Большая группа лишайников растет только на минеральной почве с большим или меньшим участием бриофитов (*Arthrorhaphis alpina*, *Catapyrenium cinereum*, *Euopsis pulvinata*, *Fulgensia bracteata*, *Lecanora geophila*, *Micarea incrassata*, *Myxobilimbia lobulata*, *Peltigera venosa*, *Placidiopsis pseudocinerea*, *Psora rubiformis*, *Siphula ceratites*, *Stereocaulon arenarium*, *Polyblastia gothica*, *P. sendtneri*, *P. terrestris* и др.).

Только на щебне или камнях на поверхности почвы отмечены 11 видов: *Dermatocarpon miniatum* var. *complicatum*, *Melanelia commixta*, *M. stygia*, *Melanohalea infumata*, *Pilophorus robustus*, *Placopsis gelida*, *Polyblastia theleodes*, *Sphaerophorus fragilis*, *Stereocaulon botryosum*, *S. depressum*, *Xanthoparmelia somloënsis*. Ряд эпилитов переходит здесь с каменистого субстрата на бриофиты (*Arctoparmelia centrifuga*, *A. incurva*, *Brodoa oroarctica*, *Lobothallia melanaspis*, *Melanelia agnata*, *M. hepatizon*, *Pannaria hookeri*).

На таких сосудистых растениях, как *Dryas punctata*, *Novosieversia glacialis*, *Potentilla hyparctica*, *Saxifraga* ssp., *Salix polaris*, обычно более или менее отмерших, отмечено 12 видов лишайников, из которых для *Caloplaca phaeocarpella* этот субстрат единственный, а для *Amandinea punctata*, *Caloplaca cerina*, *C. tiroliensis*, *Lecanora hagenii* var. *fallax*, *L. leptacinella*, *Rinodina olivaceobrunnea* — основной. На детрите найдено 9 видов, для 4 из которых (*Catapyrenium squamulosum*, *Gyalecta peziza*, *Lecidea ementiens*, *Protothelenella sphinctrinoidella*) — это основной субстрат. Два эвритопных лишайника (*Caloplaca cerina*, *C. ammiospila*) были отмечены также на пленках напочвенных водорослей.

Своеобразную и достаточно многочисленную группу (19 видов, 9 % лихенофлоры) образуют лихенофильные лишайники. Их можно подразделить на 3 группы. 1) Облигатные лихенофилы: *Tetramelas pulverulentus* — вид, растущий на *Physconia muscigena*, и *Caloplaca psoricida* — на *Psora rubiformis*. 2) Эвритопные напочвенные виды, нередко поселяющиеся также на старых или разлагающихся слоевищах лишайников: *Caloplaca ammiospila* — на *Collema ceraniscum*, *Pertusaria bryontha*, *Sphaerophorus fragilis*, *Phaeorrhiza nimbosa* и *Stereocaulon arcticum*; *Caloplaca cerina* — на *Leptogium* cf. *arcticum*, *Peltigera aphthosa*, *P. didactyla*, *P. malacea*, *Physconia muscigena* и *Sticta arctica*; *Caloplaca tetraspora* — на *Stereocaulon rivulorum*; *Caloplaca tiroliensis* — на *Peltigera aphthosa*, *P. didactyla*, *P. malacea*, *Physconia muscigena* и *Sticta arctica*; *Japewia tornoënsis* — на *Cladonia amaurocraea*, *C. coccifera*, *Melanelia hepatizon*, *Parmelia omphalodes* subsp. *glacialis*, *Peltigera* sp. и *Sphaerophorus fragilis*; *Lecanora leptacinella* — на *Cladonia coccifera* и *Sphaerophorus fragilis*; *Rinodina turfacea* — на *Parmelia omphalodes* subsp. *gracialis*, *Peltigera aphthosa*, *P. didactyla*, *Physconia muscigena*, *Protopannaria pezizoides* и *Sticta arctica*. 3) Напочвенные или эпилитные виды, изредка отмечавшиеся также на отмирающих слоевищах лишайников: *Arctomia delicatula* — на *Parmelia omphalodes* subsp. *glacialis*, *Tetramelas geophilus* — на *Physconia muscigena*, *Candellariella aurella* — на *Physconia muscigena*, *Lopadium coralloideum* — на *Stereocaulon arcticum*, *Lecidella euphorea* — на *Fuscopannaria leucophaea*, *Melanelia hepatizon* — на *Solorina crocea*. Особый случай представляет *Ochrolechia frigida*, которая является чрезвычайно «агрессивным» видом, внедряющимся в слоевища соседних с ней лишайников, образуя сначала своеобразные «химеры» с ними, а в дальнейшем, очевидно, полностью их поглощая. Такие химероподобные гибриды *O. frigida* отмечены с 11 видами других лишайников (*Allocetraria madreporiformis*, *Arctocetraria nigricascens*, *Brodoa oroarctica*, *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Flavocetraria cucullata*, *Parmelia omphalodes* subsp. *glacialis*, *Peltigera aphthosa*, *Pseudephebe pubescens*, *Stereocaulon arcticum*, *Sticta arctica*), 8 из которых относится к сем. *Parmeliaceae* порядка *Lecanorales*. Можно предположить, что такая особенность биологии *Ochrolechia frigida* способствует тому, что этот лишайник — один из самых частых и обильных видов как на исследованной территории, так и в Арктике в целом. Возможно, именно с этим связана и высокая морфологическая изменчивость данного вида, у которого описан целый ряд форм.

Большинство видов (59 %) прикреплены к субстрату плотно (например, все представители семейств *Bacidiaceae* и *Lecanoraceae*), 17 % — слабо (*Stereocaulon alpinum*, виды родов *Alectoria*, *Dactylina*, *Flavocetraria*, *Thamnolia* и др.), а 24 % — промежуточные по этому показателю (например, *Collema ceraniscum*, *Leptogium saturninum*, *Solorina octospora*, *Sticta arctica*, все виды *Peltigera*). 55 % видов связаны с субстратом примерно половиной общей поверхности слоевища, 25 % — не более 1/20 его частью (например, все представители родов *Alectoria*, *Bryoria*, *Flavocetraria*), а остальные 20 % — промежуточные по этому показателю (например,

Arctocetraria nigricascens, *Cetraria nigricans*, *Collema tenax*, *Fuscopannaria viridescens*, *Leptogium lichenoides*, *Pertusaria dactylina*, *Psora rubiformis*).

Географические элементы. Как видно из спектра зональных элементов напочвенной лихенофлоры (рис. 3), 208 видов (93 %) активны в Арктике. Из них 87 видов (39 %) — арктические, 17 % — аркто-гипоарктические, 22 % — арктобореальные, 9 % — аркто-неморальные и 6 % — арктостепные. Подавляющее большинство активных в Арктике видов растут также в высокогорных поясах растительности более теплых климатических зон. Исключение составляют *Arctocetraria nigricascens*, *Cladonia alaskana*, *C. thomsonii*, *Leptogium arcticum*, *Peltigera lyngei*, *Pertusaria subdactylina* и *Tuckermannopsis inermis*, не отмечавшиеся пока вне Арктики. Лишь 15 видов (7 %) наиболее активны вне Арктики (*Agonomia tristicula*, *Parmeliella triptophylla*, *Polychidium muscicola* и др.), большинство из них являются бореально-неморальными видами. Из 36 полизональных видов, представленных во флоре, 16 активны вплоть до степной зоны (*Cladonia pocillum*, *Peltigera didactyla*, *Rusavskia elegans* и др.). Отметим также, что 61 вид (27 % флоры) произрастает в Антарктике (по: Øvstedal, Lewis Smith, 2001).

Широтная и долготная дифференциация. Анализируя своеобразие напочвенной лихенофлоры о-ва Большевик по широтному и долготному градиентам, можно наметить следующие группы дифференцирующих видов. От типичных и арктических тундр Таймыра флору острова отличает, в первую очередь, отсутствие таких заметных макролишайников как *Asahinea chrysantha* (Tuck.) C. F. Culb. et W. L. Culb., *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vezda, *Nephroma arcticum* (L.) Torss. Здесь также не найдены *Asahinea scholanderi* (Llano) C. F. Culb. et W. L. Culb., *Brigantiaea fuscolutea* (Dicks.) R. Sant., *Bryodina rhypariza* (Nyl.) Hafellner et Türk, *Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer., *Cetraria laevigata* Rass., *Cladonia bellidiflora* (Ach.) Schaer., *C. cornuta* (L.) Hoffm., *C. crispata* (Ach.) Flot., *C. cyanipes* (Sommerf.) Nyl., *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant., *Melanelia disjuncta* (Erichsen) Essl., *M. panniformis* (Nyl.) Essl., *Melanelia sorediata* (Ach.) Goward et Ahti, *Lichenomphalia hudsoniana* (H. S. Jenn.) Redhead et al., *Varicellaria rhodocarpa* (Körb.) Th. Fr. Вероятно, становятся крайне редкими *Arctocetraria andrejevii*, *Cladonia chlorophaea*. На более высоких таксономических уровнях особенно показательно отсутствие во флоре родов *Asahinea* и *Diploschistes*, а также базидиолишайников (их единственный представитель на Таймыре, *Lichenomphalia hudsoniana*, отмечен там в южных и типичных тундрах). На о-ве Большевик выявлен только один лишайник, не отмеченный пока на п-ове Таймыр, — новый, пока не описанный вид *Lepraria* (близкий к *L. vouauxii*), местами весьма обильный на приморских равнинах и входящий в диагностическую группу основной зональной ассоциации Deschampsio—Aulacomnietum turgidi (Матвеева, 2006).

Несмотря на то что подавляющее большинство видов как анализируемой (93 %), так и арктической лихенофлоры в целом распространены циркум-

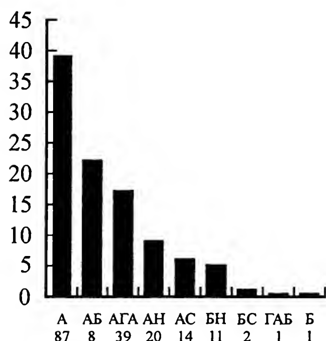


Рис. 3. Распределение зональных элементов напочвенной лихенофлоры о-ва Большевик.

По оси абсцисс — зональные элементы: А — арктический, АБ — арктобореальный, АГА — аркто-гипоарктический, АН — аркто-неморальный, АС — арктостепной, Б — бореальный, БН — бореально-неморальный, БС — бореально-степной, ГАБ — гипоаркто-бореальный. Цифры — число видов лишайников в элементе. По оси ординат — доли зональных элементов в лихенофлоре, %.

полярно, лихенофлора острова отличается от более западных отсутствием таких макролишайников, как *Brodoa atrofusca* (Schaer.) Goward, *B. intestiniformis* (Vill.) Goward, *Cladonia ecmocyna* Leight. и присутствием небольшой группы видов, исчезающих или становящихся гораздо более редкими в европейском секторе Арктики: *Arctocetraria andrejevii*, *A. nigricascens, Cladonia alaskana*, *C. thomsonii*, *Dactylina arctica*, *D. ramulosa*, *Sticta arctica*, *Vulpicida tilesii*. От более восточных лихенофлор она дифференцируется отсутствием таких заметных амфиберингийских макролишайников, доходящих до дельты р. Лены, как *Cetrelia alaskana* (C. F. Culb. et W. L. Culb.) C. F. Culb. et W. L. Culb. и *Masonhalea richardsonii* (Hook.) Kärnefelt.

Заключение

Флора напочвенных лишайников о-ва Большевик, в которой известно 223 вида, относящиеся к 93 родам и 36 семействам, является наиболее полно выявленной локальной лихенофлорой полярных пустынь в циркумполярном масштабе. Напочвенные лишайники — самая богатая группа в составе флоры о-ва Большевик: их в 3.5 раза больше, чем сосудистых растений (69 видов), в 1.8 раза больше, чем листостебельных мхов (120 видов; Афонина, Матвеева, 2003) и в 4.3 раза больше, чем печеночников (51 вид; Потемкин, Матвеева, 2004). В отличие от этих трех групп растений у напочвенных лишайников не отмечено существенного обеднения по числу видов, родов и семейств по сравнению с тундровой зоной Таймыра. Конкретные напочвенные лихенофлоры центральносибирского сектора зоны полярных пустынь насчитывают 160—180 видов. В напочвенной лихенофлоре острова отсутствует класс *Basidiomycetes*, однако позиции таксонов более низкого ранга в ней сходны с таковыми в тундровых флорах Таймыра — ведущими по числу видов во всех лихенофлорах являются порядки *Lecanorales* (с большим отрывом), *Peltigerales*, *Pertusariales*, *Verrucariales* и *Teloschistales*. Сходны и спектры ведущих по числу видов семейств, первые позиции везде занимают *Cladoniaceae*, *Parmeliaceae*, *Peltigeraceae*, *Pertusariaceae* и *Physciaceae*, причем первые два везде лидируют с существенным отрывом. Похожи набор и ранги остальных ведущих семейств — *Collemataceae*, *Lecanoraceae*, *Verrucariaceae*, *Teloschistaceae*, *Bacidiaceae*, *Stereocaulaceae* или *Lecideaceae*. Родовой спектр во всех флорах возглавляют *Cladonia* (везде с существенным отрывом), *Peltigera*, *Pertusaria* и *Caloplaca*. В десятке ведущих родов — *Stereocaulon*, *Ochrolechia*, *Lecanora*, *Leptogium*. Многие виды лишайников характеризуются спорадическим распределением в ландшафте в сочетании с высокой жизненностью. Анализируемая лихенофлора на 52 % состоит из микро-, на 41 % — из макро- и на 7 % — из мезолишайников. Как кустистые, так и лопастные, и листоватые морфотипы лишайников способны образовывать на острове подушковидную жизненную форму. Большинство видов (80 %) осваивает несколько типов субстрата, при этом для 49 % видов основными являются два и более субстрата. Наибольшее число видов (86 %) встречены на бриофитах, при этом для 12 % этот субстрат является уникальным, для 62 % — основным, а для 12 % — дополнительным. 9 % видов поселяется на других лишайниках, демонстрируя широкий спектр биологических отношений от парасимбионтов до химероподобных гибридов *Ochrolechia frigida* с другими видами лишайников. Большинство видов прикреплены к субстрату плотно и связаны с ним примерно половиной общей поверхности слоевища. Лишь 7 % видов наиболее активны вне Арктики, большинство из них является преимущественно бореально-неморальными видами. 96 % ви-

дов распространены циркумполярно, 27 % присутствуют в Антарктике. Наиболее заметными видами лишайников, выпадающими из растительного покрова при переходе от зоны тундр к зоне полярных пустынь в центральносибирском секторе Арктики, являются *Asahinea chrysantha*, *Cladonia stellaris* и *Nephroma arcticum*.

Благодарности

Посещение М. П. Журбенко о-ва Большевик в 1996 г. стало возможным благодаря экспедиции Арктического и Антарктического НИИ (С.-Петербург) и Института полярных исследований им. Альфреда Вегенера (Alfred Wegener Institute, Potsdam) под руководством Dr. Eva Pfeiffer. Н. В. Матвеева признательна Северо-Земельской партии ЦАГРЭ (Норильск), А. Г. Листкову, В. А. Ишкову, А. Н. Островерхову, Ю. А. Страхову и многим другим геологам и рабочим партии, благодаря поддержке которых стало возможным проведение ею исследований на о-ве Большевик, а также коллегам по экспедиции Л. Л. Заноха (БИН РАН, С.-Петербург) и О. Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН, Москва) за совместную работу и взаимный интерес и помощь. Авторы признательны лихенологам, ревизовавшим ряд критических образцов лишайников — Teuvo Ahti (*Cladonia*) и Orvo Vitikainen (*Peltigera*) из Университета Хельсинки (Финляндия) и Tor Tønsberg (*Lepraria cacuminum*) из Университета Бергена (Норвегия).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-04-49439, 02-04-48663 и 03-04-49400), Совета по поддержке ведущих научных школ (рук. академик РАН Ю. И. Чернов), программ фундаментальных исследований президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» и «Происхождение и эволюция биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.

Андреев М. П. О лишайниках с Северной Земли // Новости систематики низших растений. 1983. Т. 20. С. 139—141.

Андреев М. П., Афонина О. М., Потемкин А. Д. Мохообразные и лишайники островов Комсомолец и Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 69—79.

Афонина О. М., Матвеева Н. В. Мхи острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 1—24.

Большиянов Д. Ю., Макеев В. М. Архипелаг Северная Земля. Оледенение, история развития природной среды. СПб., 1995. 216 с.

Бязров Л. Г. Лишайники // Флора Хангая. Л., 1989. С. 17—73.

Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л., 1981. 200 с.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

Журбенко М. П. Лишайники и лихенофильные грибы Путоранского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 2000. Вып. 89. 55 с.

Журбенко М. П., Гаврило М. В. Лишайники с острова Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 8. С. 1172—1184.

Котлов Ю. В. Лишайники, собранные на птичьей колонии в северо-западной части острова Большевик (Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 34—36.

Короткевич Е. С. Растительность Северной Земли // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 5. С. 644—663.

Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л., 1972. 420 с.

Куваев В. Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах северного полушария. М., 1985. 78 с.

Кулаков В. Г. Кустистые и листоватые лишайники Нижнего Поволжья. Волгоград, 2002. 125 с.

Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 198 с.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики // Тр. Бот. ин-та РАН. СПб., 1998. Вып. 21. 220 с.

Матвеева Н. В. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Растительность России. 2006 (в печати).

Пийн Т. Х. Напочвенные лишайники мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра (ред. В. Д. Александрова, Н. В. Матвеева). Л., 1979а. С. 61—73.

Пийн Т. Х. Напочвенные лишайники окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра (ред. В. Д. Александрова, Н. В. Матвеева). Л., 1979б. С. 140—143.

Пийн Т. Х. Флора и распространение напочвенных лишайников южных тундр Таймыра // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды / Под ред. Ю. Л. Мартина. Таллин, 1984. С. 134—172.

Потемкин А. Д., Матвеева Н. В. Печеночники (*Hepaticae*) острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1554—1572.

Седельникова Н. В. Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск, 1985. 179 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 173 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Салаира // Флора Салаирского кряжа / Под ред. Н. Н. Лащинского. Новосибирск, 1993. С. 33—78.

Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001а. 190 с.

Седельникова Н. В. Лишайники // Флора и растительность Катунского заповедника (Горный Алтай) / Под ред. В. П. Седельникова. Новосибирск, 2001б. С. 228—277.

Трасс Х. Х. Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии // Учен. зап. Тартуского ун-та. 1970. Вып. 268 (Тр. по ботанике. Т. 9). С. 5—233.

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Лишайники Байкальского заповедника // Флора и фауна заповедников. 1998. Вып. 68. 53 с.

Ходачек Е. А. Основные растительные сообщества западной части острова Октябрьской Революции (Северная Земля) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1628—1638.

Ходосовцев О. Є. Лишайники причорноморських степів України. Київ, 1999. 236 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Ahti T. Macrolichens and their zonal distribution in boreal and arctic Ontario, Canada // Ann. Bot. Fenn. 1964. Vol. 1. P. 1—35.

Brodo I. M., Sharnoff S. D., Sharnoff S. Lichens of North America. New Haven, London, USA: Yale University Press, 2001. 795 p.

Diederich P., Sérusiaux E. The Lichens and lichenicolous fungi of Belgium and Luxembourg. An Annotated Checklist. Luxembourg, 2000. 207 p.

Goward T., Ahti T. Macrolichens and their zonal distribution in Wells Gray Provincial Park and its vicinity, British Columbia, Canada // Acta Bot. Fenn. 1992. Vol. 147. P. 1—60.

Hafellner J., Türk R. Die lichenisierten Pilze Österreichs — eine Checkliste der bisher nachgewiesenen Arten mit Verbreitungsangaben // Stapfia. 2001. Bd 76. S. 3—167.

Hallingbäck T. Ekologisk katalog över lavar. Uppsala: 1995. 141 p.

Jørgensen P. M., Zhurbenko M. Two new, remarkable, arctic species in the lichen genus *Fuscopannaria* (*Pannariaceae*, lichenized Ascomycetes) // The Bryologist. 2002. Vol. 105. N 3. P. 465—469.

Jüriado I., Lõhmus P., Martin J., Martin L. et al. Second checklist of lichenized, lichenicolous and allied fungi of Estonia // Folia Cryptogamica Estonica. 1999. Fasc. 35. P. 1—132.

Kärnefelt E. I., Thell A. Genotypical variation and reproduction in natural populations of *Thamnolia* // Bibl. Lichenol. 1995. Vol. 58. P. 213—234.

Kirk P. M., Cannon P. F., David J. C., Stalpers J. A. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 9th edition. CAB International, 2001. 655 p.

Kondratyuk S. Ya., Khodosovtsev A. Ye., Zelenko S. D. The second checklist of lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of Ukraine. Kiev, 1998. 179 p.

Kotlov Y. V. Underwater lichens from Predgornoe Lake (Bolshevik Island, Severnaya Zemlya) // Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems: Intern. Conf., 21—26 August 1993 Oppdal, Norway. Abstracts. 1993. P. 123.

Kotlov Y. V. Lichens from two bird colonies in the West Siberian Arctic // Graphis Scripta. 1994. Vol. 6. P. 57—59.

Øvstedal D. O., Lewis Smith R. I. Lichens of Antarctica and South Goergia. Cambridge, 2001. 411 p.

Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M. (eds). The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. 710 p.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

Thomson J. W. American Arctic Lichens. 1. The Macrolichens. New York, 1984. 504 p.

Thomson J. W. American Arctic Lichens. 2. The Microlichens. Madison, 1997. 675 p.

Zhurbenko M. P. Lichens and lichenicolous fungi of the northern Krasnoyarsk Territory, Central Siberia // Mycotaxon. 1996. Vol. 58. P. 185—232.

Zhurbenko M. P., Santesson R. Lichenicolous fungi from the Russian Arctic // Herzogia. 1996. Vol. 12. P. 147—161.

SUMMARY

The terricolous lichen flora of Bolshevik Island comprises 223 species in 93 genera and 36 families and is the best known regional lichen flora within the polar desert zone. Its concrete floras contain 160—180 species. *Caloplaca psoricida* is new to Russia, *Cystocoleus ebeneus*, *Lepraria cacuminum*, *Melanelia agnata*, *Peltigera frippii*, *Placidium squamulosum* and two varieties (*Phaeorrhiza sareptana* var. *sphaerocarpa* and *Solorina bispora* var. *subspongiosa*) are new to the Russian Arctic, while another 129 species are new to the Severnaya Zemlya Archipelago. Taxonomic diversity of the terricolous lichen floras and the dominant genera/families/orders in the polar deserts of Bolshevik Island and the tundras of Taimyr Peninsula are shown to be quite similar. 93 % of the species are arctic, arcto-hypoarctic, arcto-boreal, arcto-nemoral, or arcto-steppe in their distribution, 96 % are circumpolar, and 27 % occur in the Antarctic. Floristic criteria for discriminating between tundra and polar desert zones are suggested. The new combination *Rusavskia elegans* f. *subfruticulosa* (Elenkin) Zhurb. is made.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9 + 582.26 : 581.4

© С. И. Генкал, М. С. Куликовский

ЦЕНТРИЧЕСКИЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ СФАГНОВЫХ БОЛОТ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ (ПЕНЗЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

S. I. GENKAL, M. S. KULIKOVSKYI. CENTRIC DIATOMS IN THE SPHAGNUM BOGS OF PRIVOLZHSKAYA HILLS (PENZA REGION)

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
Поступила 31.08.2005

В 10 сфагновых болотах запада Приволжской возвышенности (Пензенская обл.) выявлен 31 вид центрических диатомовых водорослей. Обсуждается морфология редких и интересных видов. Центрические диатомовые, обнаруженные во всех изученных болотах, являются постоянным компонентом их биоты. Наиболее широко представлены виды родов *Aulacoseira*, *Stephanodiscus* и *Cyclotella*. Флора диатомовых слагается гетерогенными по своим экологическим характеристикам видами, не характерными для сфагновых болот. Наиболее часто встречаются *A. islandica* и *A. granulata*. Виды распределяются неравномерно по болотному массиву. Наибольшее количество характерно для более обводненных участков сфагновой сплавины.

Ключевые слова: *Centrophyceae*, морфология, сфагновые болота, запад Приволжской возвышенности, количество и частота встречаемости видов, распределение.

Сфагновые болота широко представлены в северных районах России и сопредельных государств. Наблюдаемые региональные закономерности их распределения на относительно равнинной европейской части проявляются в уменьшении площадей с севера на юг (Чигуряева, 1941; Галкина, 1956; Тюремнов, 1976; Денисенков, 2000). Южная граница распространения сфагновых болот проходит в лесостепной зоне, где они соседствуют с надпойменными песчаными террасами, еще южнее они встречаются в горных массивах (Фомин, 1898; Галкина, 1956).

Анализируя библиографию советской литературы, Э. А. Штина с соавт. (1981) отмечает резкое уменьшение работ по водорослям болот с 1960-х годов, что связано с повышением интереса к изучению водохранилищ, морей, сточных вод и почв. Вышедшие до этого работы, затрагивающие флористико-систематические, фитоценологические и биостратиграфические вопросы, содержат лишь отрывочные данные по отдельным группам организмов и регионам (Горшкова, 1971; Штина и др., 1981). Кроме того, в основном болота рассматривали как источник топлива и земель для сельскохозяйственных угодий. Биологический компонент этих экосистем был изучен меньше, поэтому литературные данные о населяющих их организмах были нередко противоречивы.

Диатомовые водоросли как постоянный компонент сфагновых болот изучены слабо. В последние годы проводилось изучение морфологии и систематики сфагнофильных родов пеннатных диатомовых (Edlund, Brant, 1997; Krammer, 2000; Lange-Bertalot, 2001), центрические диатомовые изучены слабее. В отечественных

изданиях работы, выполненные с применением современных методов по отделу *Bacillariophyta* сфагновых болот, отсутствуют.

Цель работы — изучение видового состава и морфологии с применением современных методов электронной микроскопии, а также особенностей распространения центрических диатомовых в сфагновых болотах лесостепи запада Приволжской возвышенности.

Материал и методы

Изученные болота расположены в западной части Приволжской возвышенности, в лесостепной зоне (Солянов, 1967). Происхождение болот связано с суффозионными процессами — вымыванием грунтовыми водами кварцевых песков (Спрыгин, 1986). Располагаясь в округлых бессточных котловинах надпойменных террас, они сосредоточены в восточной части области — бассейне р. Сура (Торфяной..., 1969). Моховой покров слагается видами сфагнума: *Sphagnum magellanicum* Brid., *S. centrale* C. Jens., *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens., *S. papillosum* Lindb. и др. (Мосолова, 2005).

Большинство сфагновых болот региона уничтожены в процессе выработки торфа или трансформированы в озера с различной антропогенной нагрузкой (Чистякова, Куликовский, 2004). В настоящей работе изучены диатомовые водоросли из 10 практически не затронутых деятельностью человека сфагновых болот Пензенской обл.: Безымянное (Бессоновский р-н), Наскафтымское (Шемышейский р-н), Иванырское (Лунинский р-н), три Верхозимских, Чибирлейское (Кузнецкий р-н), Пестровское, Ильминское (Никольский р-н), Качимское (Сосновоборский р-н). Это небольшие по площади экосистемы (2.7—39.2 га) с pH 3.6—5.6 в разных частях, ненарушенный покров которых формируют росянка круглолистная, осоки волосистоплодная, омская, топяная и другие, клюква болотная, мирт болотный, андромеда многолистная, береза пушистая, экологические формы угнетенной сосны и др. (Торфяной…, 1969; Иванов, Чистякова, 2005; Чистякова, Куликовский, 2004).

Пробы (112) отбирались с 2002 по 2005 г. в различных зонах болот: торфе обводненной периферии, образуемой за счет стока от центра к окраине; погруженном в воду сфагнуме в зоне перехода обводненной периферии в сплавину; более сырой зоне при взмучивании сфагнума сплавины между периферией и центром; наиболее сухой центральной зоне болота. В сплавинах отбирали пробы из микроповышений и понижений, в сфагнуме под различными болотными растениями и на участках с вымокшим сфагнумом.

Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью трансмиссионного (Н-300) и сканирующего (JSM-25S) электронных микроскопов.

Обработку данных производили с использованием стандартных пакетов статистических программ. Кластерный анализ осуществляли с применением индекса Чекановского—Съеренсена, включение переменных в кластеры по методу попарного группирования невзвешенного среднего.

Результаты исследования

Предварительные данные по видовому составу центрических диатомовых сфагновых болот запада Приволжской возвышенности были опубликованы нами ранее (Генкал, Куликовский, 2005). Уточненные данные включают 31 представителя

Centrophyceae, из которых 5 определены только до рода. Их морфологические особенности, краткие диагнозы и оригинальные микрофотографии приводятся ниже.

Aulacoseira alpigena (Grun.) Krammer (табл. I, *1*). Створки 6.7 мкм в диам., 4.4 мкм выс., рядов ареол 20 в 10 мкм, ареол в ряду 16 в 10 мкм.

Редкий вид в олиготрофных северо-альпийских водоемах.

Достоверные находки известны из р. Ола, р. Марковка (Чукотка), ручья около г. Магадан, оз. Фролиха (Байкальский регион) и р. Кемь (Северо-Запад России) (Генкал, Трифонова, 2002). Приводится для Хабаровского края (Медведева, Баринова, 2004).

A. ambiqua (Grun.) Sim. (табл. I, *2—4*). Створки 4.1—8.6 мкм в диам., 6.8—14.4 мкм выс., рядов ареол 14—20 в 10 мкм, ареол в ряду 16—22 в 10 мкм.

Широко распространенный вид, в олиго- до эвтрофных водоемах.

А. П. Скабичевский (1960) по сильно изогнутым в виде круга нитям выделяет у вида морфотип f. *curvata* Skabitsch., найденный в р. Иртыш в небольшом количестве. В р. Обь *A. ambiqua* f. *curvata* (Skabitsch.) Genkal вегетировала без типовой формы (Генкал, Семенова, 1989). Вопрос о таксономическом статусе f. *curvata* требует, на наш взгляд, дополнительных исследований, поэтому здесь мы рассматриваем эту форму в составе вида *A. ambiqua*.

A. granulata (Ehr.) Sim. (табл. I, *5*, *6*). Створки 6.4—27.8 мкм в диам., 7.3—25.7 мкм выс., рядов ареол 7—14 в 10 мкм, ареол в ряду 6—13 в 10 мкм.

Широко распространенный вид, в олиго- до эвтрофных водоемах.

A. islandica (O. Müll.) Sim. (табл. I, *7*, *8*). Створки 9.5—22.9 мкм в диам., 6.4—18.9 мкм выс., рядов ареол 10—18 в 10 мкм, ареол в ряду 7—22 в 10 мкм.

Широко распространенный вид, в мезотрофных и олиготрофных реках и озерах умеренной и субарктической зон.

В нашем материале встречались створки двух морфотипов — нежноструктурные (табл. I, *7*) и грубоструктурные (табл. I, *8*), которые могут быть в составе одной колонии (Genkal, Popovskaya, 1991).

A. italica (Ehr.) Sim. (табл. I, *9*). Створки 7.9—10 мкм в диам., 10.7—13.3 мкм выс., рядов ареол 26 в 10 мкм, ареол в ряду 20 в 10 мкм.

В олиготрофных, слабо эвтрофных, ацидных водоемах.

Известен из водоемов Забайкалья, Камчатки, Чукотки, оз. Орон бассейна р. Лены (Генкал, Бондаренко, 2004), в р. Сейме (Генкал, 1999). Указывается для Европейского Северо-Востока и Хабаровского края (Лосева и др., 2004; Медведева, Баринова, 2004).

A. pfaffiana (Reinsch) Krammer (табл. I, *9*, *10*). Створки 8.8—9.1 мкм в диам., 3.6—5.3 мкм выс., рядов ареол 16—18 в 10 мкм, ареол в ряду 16 в 10 мкм.

Характерен для мелководных олиготрофных водоемов высоких широт и гор.

В р. Кемь и озерах ее поймы, оз. Нюк (Северо-Запад России), оз. Темное (Вологодская обл.), тундровое озеро на Чукотке (Корнева, Генкал, 1996; Генкал, Трифонова, 2002). Указывается для водоемов Кольского п-ова, оз. Ильмень, в окрестностях оз. Телецкое, Зауралья, Европейского Северо-Востока (Забелина и др., 1951; Порецкий, 1951; Шешукова-Порецкая, 1955; Лосева и др., 2004).

A. subarctica (O. Müller) Haworth f. *subarctica* (табл. I, *12*). Створки 4.4—8.2 мкм в диам., 6.4—15.6 мкм выс., рядов ареол 18—24 в 10 мкм, ареол в ряду 16—30 в 10 мкм.

Широко распространенный в олиго- и мезотрофных континентальных водоемах вид.

A. subarctica f. *subborealis* (Nygaard) Hawotrh (табл. I, *13*, *14*). Створки 6—7.1 мкм в диам., 2.2—4.2 мкм выс., рядов ареол 20—26 в 10 мкм, ареол в ряду 28—33 в 10 мкм.

Приводится для селенгинского мелководья оз. Байкал (Генкал, Поповская, 2003) как *Aulacoseira* sp. По-видимому, это более широко распространенная форма, возможно отождествляемая как с *A. subarctica*, так и с другими видами.

Aulacoseira sp. 1 (табл. II, *1*). Створка 5.9 мкм в диам., 17.3 мкм выс., рядов ареол 12 в 10 мкм, ареол в ряду 8 в 10 мкм. Шейка высокая.

По общему абрису, размерным характеристикам и числу ареол в 10 мкм ряда имеет сходство с *A. baicalensis* и *A. granulata* , отличаясь от них по числу рядов ареол в 10 мкм и строению ареол на загибе створки. Нерегулярное расположение ареол на загибе створки сходно с таковым указанных выше видов (Поповская, Скабичевский, 1970; Поповская и др., 2002).

Aulacoseira sp. 2 (табл. II, *2*). Створка 10.5 мкм в диам., 10 мкм выс., рядов ареол 22 в 10 мкм, ареол в ряду 12 в 10 мкм. Расположение ареол на загибе створки нерегулярное. Шейка высокая.

Aulacoseira sp. 3 (табл. II, *3*). Створка 6.5—7.6 мкм в диам., рядов крупных ареол 8—12 в 10 мкм, кольцевидная диафрагма широкая.

Aulacoseira (?) sp. 4 (табл. II, *4*). Створка 9.1 мкм в диам., 9.5—10 мкм выс., рядов ареол 28 в 10 мкм, ареол в ряду 22 в 10 мкм. Лицевая часть створки бесструктурная. На границе лицевой части с загибом створки расположены углубления, которые, возможно, являются основаниями для шипов. Шейка высокая.

Необычная структура лицевой части створки и редкое расположение шипов (?) ставят под сомнение отнесение этой формы к роду *Aulacoseira.*

Aulacoseira sp. 5 (табл. II, *5*). Створка 10 мкм в диам., 11 мкм выс., рядов ареол 14 в 10 мкм, ареол в ряду 10 в 10 мкм.

По общему абрису загиба створки, неширокой кольцевидной диафрагме и форме шипов (?) имеет сходство с *A. islandica*. От последнего отличается редким и неравномерным расположением ареол.

A. volgensis Genkal (табл. II, *6*). Створка 14.3 мкм в диам., 11.8 мкм выс., рядов ареол 14 в 10 мкм, ареол в ряду 14 в 10 мкм.

По-видимому, широко распространенный в Евразии вид, в олиго- и мезотрофных водоемах. Вид описан из Рыбинского водохранилища (Генкал, 1999), позднее обнаружен в Байкале, Волчихинском водохранилище на Среднем Урале, оз. Амалык бассейна р. Лены (Генкал, Ярушина, 2002; Поповская и др., 2002; Генкал, Бондаренко, 2004).

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round (табл. II, *7*). Створки 8.5—27.8 мкм в диам., 16—36 штрихов в 10 мкм.

Широко распространенный вид в водоемах различного типа.

Cyclotella comensis Grun. (табл. II, *8*, *9*). Створки 6.7—10.3 мкм в диам., 20—24 штрихов в 10 мкм.

Редкий пресноводный вид, преимущественно субальпийский и альпийский, кальцефил. По-видимому, широко распространенный вид, в олиго- и мезотрофных водоемах.

По данным Т. Ф. Козыренко с соавт. (Диатомовые..., 1992), указан для озер Кольского п-ова. Достоверные находки, по данным электронной микроскопии, известны из оз. Удринка Латгальской возвышенности (= *C. pseudocomensis* Scheffler), устья р. Вуоксы притока Ладожского оз. (Генкал, Трифонова, 2001, 2003), из оз. Хотавец Вологодской обл. (Корнева, Генкал, 1996).

C. meneghiniana Kütz. (табл. II, *10*). Створки 10.3—20 мкм в диам., 6—10 штрихов в 10 мкм.

Широко распространенный вид, в водоемах всех типов, галофил.

C. radiosa (Grun.) Lemm. (табл. II, *1—3*). Створки 9.1—25 мкм в диам., 14—20 штрихов в 10 мкм.

Пресноводный широко распространенный вид.

C. stelligera Cl. et Grun. (табл. II, *4*). Створки 4.8—9.4 мкм в диам., 12—16 штрихов в 10 мкм.

Пресноводный широко распространенный вид.

C. tripartita Håkansson (табл. III, *5*). Створки 7.1—15.5 мкм в диам., 18—24 штрихов в 10 мкм.

Пресноводный планктонный вид, в ультраолиготрофных и олиготрофных водоемах.

Распространен в озерах Забайкалья и Прибайкалья: Ильчир, Гольцовое, Большое и Малое Леприндо, Даватчан, Номама, Олонгдо, Девочанда (Генкал, Бондаренко, 2001), озерах Камчатки: Ватыт Гытхын, Лиственничное и Курильское (Генкал и др., 2004), оз. Чининское бассейна р. Лены (Генкал, Бондаренко, 2004), небольшом водоеме на о-ве Вайгач (Генкал, Вехов, 2004), Ладожском оз. (Генкал, Трифонова, 2003), р. Лижма и Тарасмозеро (Карелия) (Генкал, Комулайнен, 2000). Указывается для Европейского Северо-Востока (Лосева и др., 2004).

Ellerbeckia arenaria (Moore) Crawford (табл. III, *6*). Створка 60 мкм в диам., ребер 18 в 10 мкм, поровых каналов 30 в 10 мкм.

Широко распространенный стенотермный олиготрофный вид, аэрофил, в богатых кислородом местообитаниях, алкалифил.

Melosira varians Ag. (табл. III, *7*). Створки 11.8—22.2 мкм в диам., 8.9—12.1 мкм выс.

Пресноводный вид, в эвтрофных водоемах, галофил, алкалифил, мезосапроб, космополит.

Указан для водоемов с низкими значениями pH (Niessen, 1956).

Stephanodiscus cf. *agassizensis* Håkansson et Kling (табл. III, *8*). Створки 8—33.3 мкм в диам., штрихов 14—26 в 10 мкм.

Широко распространенный пресноводно-солоноватоводный вид, в мезотрофных и эвтрофных водоемах.

S. binderanus (Kütz.) Krieg. (табл. IV, *1*). Створки 8.5—15 мкм в диам., штрихов 14—18 в 10 мкм.

Галофил, преимущественно в эвтрофных водоемах.

S. delicatus Genkal (табл. IV, *2*). Створки 8 мкм в диам., штрихов 36 в 10 мкм.

В мезотрофных и эвтрофных пресноводно-солоноватоводных водоемах Евразии, Японии, Северной Америки с высокими значениями pH.

S. hantzschii Grun. (табл. IV, *3*). Створки 8.8—28.6 мкм в диам., штрихов 22—28 в 10 мкм.

Широко распространенный пресноводный и слегка солоноватоводный вид, обычный в эвтрофных водоемах, алкалифил.

S. invisitatus Hohn et Hellermann (табл. IV, *4*). Створки 10.9—26.4 мкм в диам., штрихов 14—18 в 10 мкм.

Широко распространенный эвригалинный вид, в олиго- и мезотрофных водоемах.

S. makarovae Genkal (табл. IV, *5*). Створки 6.7—9.3 мкм в диам., штрихов 24—32 в 10 мкм.

Широко распространенный в Евразии вид, в олиго- до эвтрофных водоемах, встречается круглогодично.

S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möll. (табл. IV, *6*). Створки 6.2—11.4 мкм в диам., штрихов 26—40 в 10 мкм.

Пресноводный широко распространенный вид, в олиго- и мезотрофных водоемах.

Thalassiosira bramaputrae (Ehr.) Håkansson et Locker (табл. IV, *7*). Створка 34.4 мкм в диам., краевых выростов с опорами 5 в 10 мкм.

Пресноводно-солоноватоводный эвригалинный вид, с арктическим, широко-бореальным и нотальным распространением.

T. weissflogii (Grun.) G. Fryxell et Hasle (табл. IV, *8*). Створка 17.1 мкм в диам., краевых выростов с опорами 12 в 10 мкм.

Пресноводно-солоноватоводный вид, широко-бореальный и нотальный.

Обсуждение

В отечественной литературе данные о центрических диатомовых сфагновых болот противоречивы. В работах Н. Н. Воронихина (1950), И. А. Киселева (1950) и Г. М. Паламарь (1953), Н. О. Парахоньска и Н. О. Мошковой (1975), Т. А. Сафоновой (1977) не приведены центрические диатомовые. Э. А. Штина с соавт. (1981) при изучении сфагновых болот Карелии также не приводят их в систематическом списке. Ж. Ф. Пивоварова (1968) указывает *Cyclotella kuetzingiana* Thw. и *Stephanodiscus hantzschii* для болотных почв, однако Э. А. Штина с соавт. (1981) считают, что они сохранились после заливания их водой. Представители класса *Centrophyceae* приводятся в работах, посвященных альгофлоре сфагновых болот и сфагновых дерновин заболоченных лесов (Прошкина-Лавренко, 1954; Зауер, 1950, 1956; Шешукова-Порецкая, 1962; Горшкова, 1971; Левадная, Сафонова, 1972; Водоп'ян, 1976; Левкина и др., 1984). Комплекс видов, от 1 до 7,[1] по данным этих авторов, почти полностью соответствует видовому составу, выявленному нами в изученных экосистемах. Наличие видов центрических диатомовых во всех исследованных болотах запада Приволжской возвышенности (см. таблицу) и литературные данные по их распространению позволяют считать их постоянным компонентом биоты сфагновых болот.

В состав *Centrophyceae* района исследований входят виды из 7 родов. Род *Aulacoseira* представлен наибольшим количеством видов (14), за ним следуют *Stephanodiscus* (7) и *Cyclotella* (6). Род *Thalassiosira* представлен 2 видами, по одному виду в родах *Melosira*, *Ellerbeckia* и *Cyclostephanos*.

Изученные сфагновые болота различаются по составу и количеству видов центрических диатомовых (см. таблицу). По результатам кластеризации данных сфагновые болота разделились на две большие группы (рис. 1). В первой Ильминское (10 видов) и Иванырское (7 видов) образуют субкластер и отличаются от Чибирлейского и Безымянного болот, для которых характерно наибольшее количество выявленных видов, 24 и 21 соответственно. Вторую группу образуют Качимское и Верхозимское 2-е (по 8 видов), Пестровское, Верхозимское 3-е, Наскафтымское (8, 5 и 4 вида соответственно) и отдельно стоящее Верхозимское 1-е болото с 4 видами. Несмотря на близкое топографическое расположение Верхозимских болот,

[1] В работе В. С. Шешуковой-Порецкой (1962) нами не учитывались диатомовые из торфяных отложений.

Состав центрических диатомовых в изученных сфагновых болотах

Таксоны	Болота									
	Безымянное	Наскафтымское	Иваныркое	Верхозимское 1-е	Верхозимское 2-е	Верхозимское 3-е	Пестровское	Ильминское	Чибирлейское	Качимское
Aulacoseira alpigena	+									
A. ambiqua	+		+				+	+	+	
A. granulata	+	+		+	+	+	+	+	+	+
A. islandica	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
A. italica	+								+	
A. pfaffiana							+			
A. subarctica f. *subarctica*	+	+	+		+	+	+	+	+	+
A. subarctica f. *subborealis*	+									
Aulacoseira sp. 1	+									
Aulacoseira sp. 2									+	
Aulacoseira sp. 3	+								+	
Aulacoseira sp. 4									+	
Aulacoseira sp. 5									+	
A. volgensis									+	
Cyclostephanos dubius	+			+				+	+	+
Cyclotella comensis	+						+		+	
C. meneghiniana	+							+	+	
C. radiosa	+		+		+			+		+
C. stelligera	+							+		
C. tripartita		+			+	+	+		+	
Ellerbeckia arenaria									+	
Melosira varians	+		+					+	+	
Stephanodiscus cf. *agassizensis*	+				+	+			+	+
S. binderanus	+								+	
S. delicatus	+									
S. hantzschii	+		+	+					+	
S. invisitatus	+								+	+
S. makarovae	+				+			+	+	
S. minutulus	+				+		+		+	+
Thalassiosira bramaputrae	+									
T. weissflogii			+							

уровень их сходства невелик, что наряду с разным числом выявленных видов во всех болотах обусловлено различными микроландшафтами, в которых отбирались пробы (рис. 2). Видовое разнообразие болот зависит от количества разнотипных биотопов, что связано с площадью и возрастом болота. Известно, что разнообразие организмов, связанное с диапазоном доступных ресурсов, зависит от сложности структуры сообщества и экосистем (Алимов, 1994, 1998, 2000).

Попытки рассмотреть объем и генезис болотных организмов были предприняты И. Д. Богдановской-Гиенэф (1946) для высших растений. В объеме болотной флоры ею были выделены три группы видов на основе их встречаемости в разных частях ареала: 1) виды, встречающиеся почти исключительно на болотах; 2) виды, встречающиеся на болотах в одной части своего ареала, в другой растущие в иных

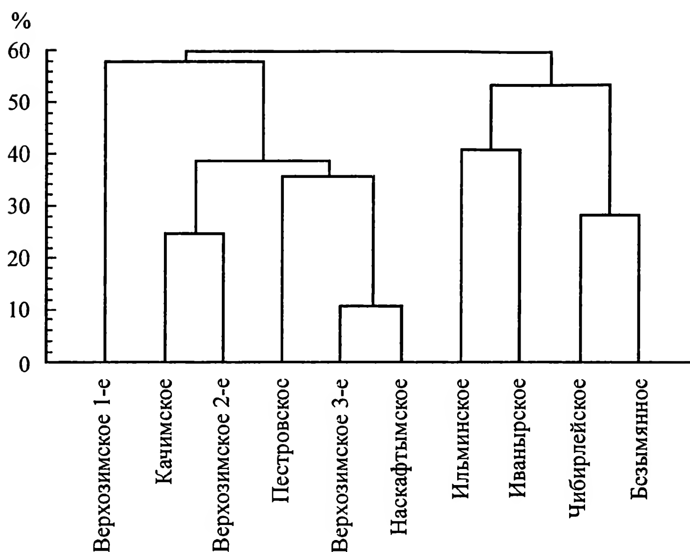


Рис. 1. Дендрограмма сходства сфагновых болот в районе исследований.

биотопах; 3) виды, встречающиеся не только в болотах, но и в любой части своего ареала.

Применение изложенного подхода, по нашему мнению, возможно и для понимания объема диатомовой флоры сфагновых болот. Центрические диатомовые не характерны для первой группы облигатных болотных видов в отличие от представителей пеннатных диатомовых из родов *Pinnularia*, *Frustulia* (Krammer, 2000; Lange-Bertalot, 2001). Во вторую группу входят виды олиготрофных водоемов часто с невысокими значениями pH воды (*Cyclotella tripartita*, *Aulacoseira pfaffiana*, *A. alpigena* — 9.7 % от определенных до вида в изученных болотах), известные из северных и восточных регионов Евразии и не распространенные в болотах южных регионов с мезотрофным и эвтрофным характером водных объектов. Третью, самую многочисленную, группу (90.3 %) составляют виды с широкой экологической амп-

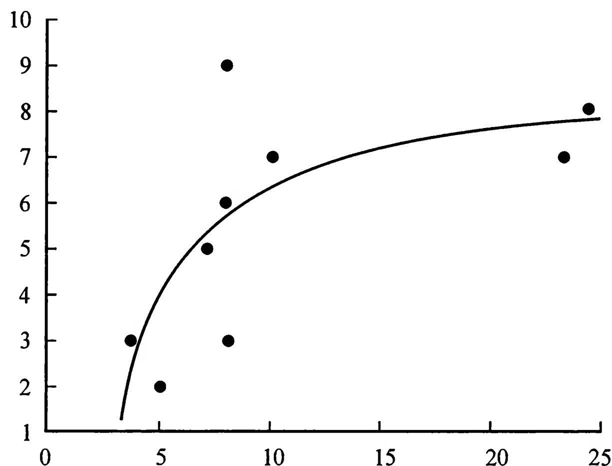


Рис. 2. Зависимость числа видов от разнообразия биотопов в сфагновых болотах.
По оси абсцисс — число видов, по оси ординат — количество биотопов, $y = 8.8 — 25.2/x$, $r^2 = 0.57$, $F = 10.8$.

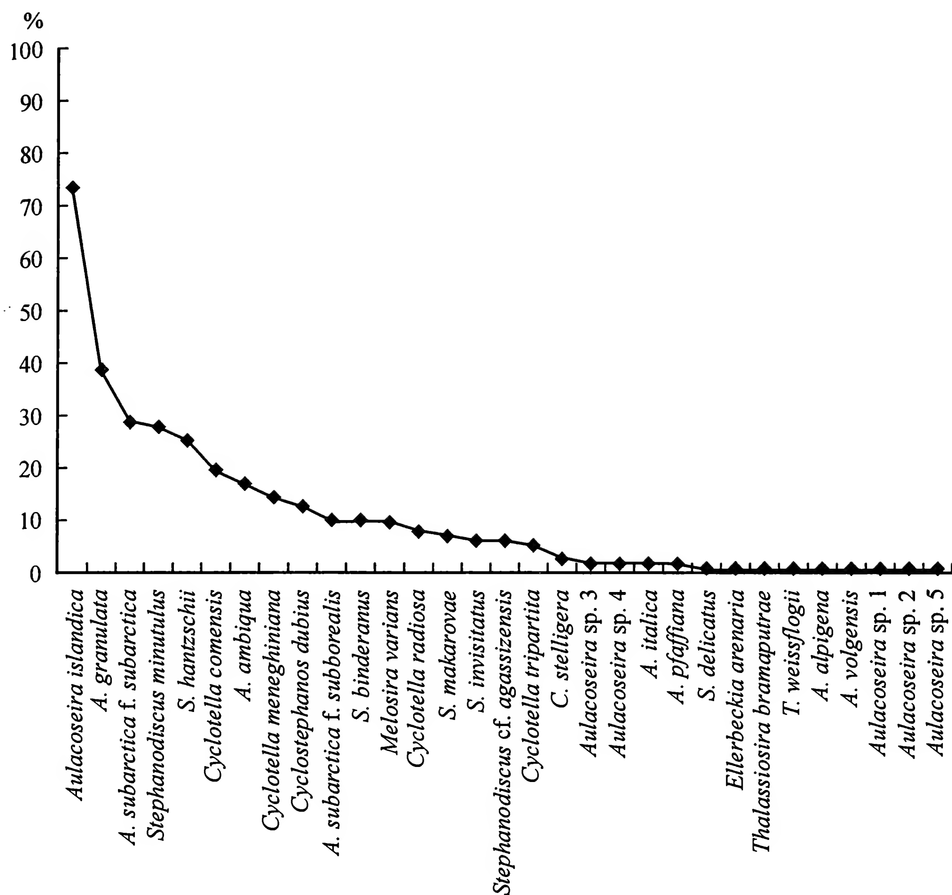
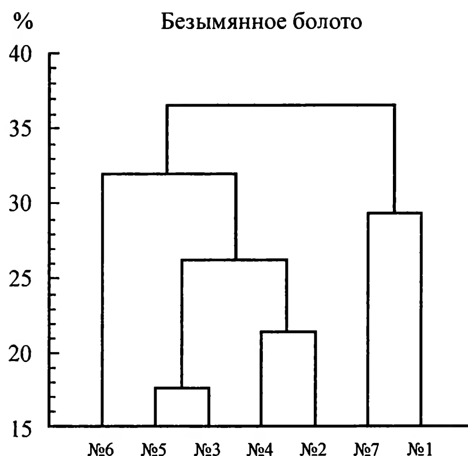


Рис. 3. Распределение видов по частоте встречаемости (%) в пробах из изученных сфагновых болот.

литудой, достигающие массового развития в мезотрофных и эвтрофных водоемах (Охапкин, Генкал, 2000, 2001; Охапкин, Старцева, 2003; Трифонова и др., 2003).

В целом выявленная флора центрических диатомовых слагается за счет агрегации гетерогенных по своим экологическим характеристикам видов, не характерных для сфагновых болот. Это положение согласуется и с классификацией высших растений Б. А. Юрцева (Денисенков, 2000) по разнообразию их экотопов. Согласно ей, свыше 70 % флоры болот лесной зоны составляют виды с широким разнообразием экотопов. Растения, приуроченные исключительно к болотам, представлены очень малым числом видов.

Выявленные виды проявляют неодинаковую частоту встречаемости в пробах из изученных болот (рис. 3). Наиболее распространен *Aulacoseira islandica*, характерный для всех болот, в 2 раза меньше частота встречаемости *A. granulata*. Оба вида указываются для верховых болот юго-запада Финляндии с pH 3—4 (Denys, 1991), первый с оценкой «часто» приводится для ила сфагнового болота долины р. Северный Донец (Прошкина-Лавренко, 1954). Это два наиболее обычных в сфагновых болотах вида, для которых характерна высокая активность как мера их жизненного преуспевания (Юрцев, 1987). Один из подходов к оценке активности учитывает интенсивность освоения видом ландшафта, степени постоянства численности в основных экотопах (Юрцев, 1968; Дидух, 1982). Одинаково высокий уро-



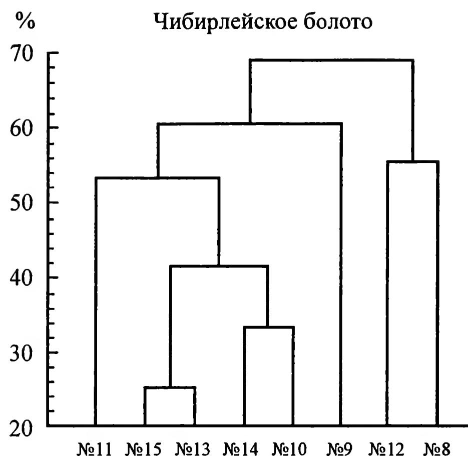


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава центрических диатомовых различных биотопов сфагновых болот.

По оси абсцисс — номера биотопов изученных сфагновых болот. Объяснения в тексте.

вень (~ 25 %) характерен для *Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus minutulus*, *S. hantzschii*. Последние два вида встречены нами в значительно меньшем числе болот (см. таблицу), однако их находки в пробах из различных участков сфагновых экосистем многочисленны. Частота встречаемости от 20 до 5 % характерна для 12 видов, чье распространение связано либо с повсеместной встречаемостью в 1—2 болотах (*A. subarctica* f. *subborealis*, *Stephanodiscus binderanus*), либо с более редкими находками в большем числе болот (в трех — *Cyclotella comensis*, *C. meneghiniana*, *Stephanodiscus invisitatus*; в четырех — *S. makarovae*, *Melosira varians*; в пяти — *Aulacoseira ambiqua*, *Cyclostephanos dubius*, *Cyclotella radiosa*, *C. tripartita*, *S.* cf. *agassizensis*). Для 14 видов, отмеченных единичными находками в 1—2 болотах (45.2 % флоры), характерна очень низкая (< 3 %) частота встречаемости (рис. 3).

Различия в количестве и видовом составе отдельных биотопов болот рассмотрены нами на примере Безымянного и Чибирлейского болот, наиболее крупных и разнообразных по микроландшафтам.

Проведенный кластерный анализ для болота Безымянное (рис. 4) выявил сходство между видами станций № 1 (торф края обводненной канавы) и № 7 (вымокший сфагнум), образующих первый субкластер. Второй субкластер образуют виды станции № 2 (сфагнум у сплавины обводненной канавы) и № 4 (сфагнум в средней зоне сплавины). Близкий состав и небольшое число видов характерны для объединенных вместе менее обводненных сфагновых кочек (№ 3 и 5). Отдельно выделенная станция в сфагнуме центральной части (№ 6) отличается большим числом и своеобразным составом видов.

При анализе Чибирлейского болота (рис. 4) первый субкластер образуют близко расположенные станции № 12 (сфагнум сплавины середины болота) и № 8 (погруженный в воду озерка сфагнум сплавины), в которых выявлен близкий состав и наибольшее число видов (по 9). Другие станции, отличающиеся меньшим в 2 раза числом видов, сгруппированы во второй субкластер. Отдельно выделена станция № 11 (сухая сфагновая кочка из *Sphagnum magellanicum*), на второй встречен только один вид; в торфе у края обводненной канавы (№ 9) выявлен более разнообразный состав видов. Вместе сгруппированы близко расположенные и с одинаковым

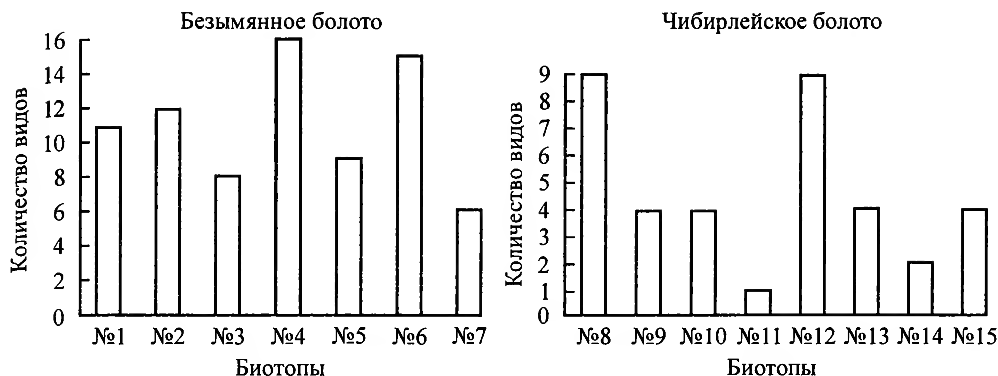


Рис. 5. Число видов центрических диатомовых водорослей в разных биотопах сфагновых болот. По оси абсцисс — номера биотопов изученных сфагновых болот, как и на рис. 4. Объяснения в тексте.

числом видов станции № 15 (вымокший сфагнум в середине болота) и № 13 (сильно обводненный сфагнум, заросший наумбургией болотной) наряду со станциями № 14 (обводненная мочажина у края болота) и № 10 (менее обводненная сфагновая кочка) (рис. 4).

В целом видовой состав центрических диатомовых и их количество распределены неравномерно по болотному массиву (рис. 5). Наибольшее количество характерно для станций в сфагновой сплавине. Оно уменьшается к обводненной периферии и менее обводненным условиям в сфагновых кочках. Близко расположенные станции со сходными условиями способствуют формированию близкого состава видов, тогда как находки редких видов на отдельных станциях обусловливают своеобразие последних. Распространение водорослей по болотному массиву характеризуется не только горизонтальной (Зауер, 1950; Штина и др., 1981, и др.), но и вертикальной неоднородностью (Broady, 1977). Влажность является одним из ведущих факторов, определяющим количество водорослей (Зауер, 1956) наряду с условиями трофности и эдификаторным влиянием высших растений (Горшкова, 1971; Парахонська, Мошкова, 1975).

Изучение видового состава организмов необходимо для оценки биоразнообразия территорий и отдельных экосистем (Сытник, Вассер, 1992; Кондратьева, 2000). Особенностью состава центрических диатомовых водорослей изученных сфагновых болот является большое число выявленных видов. Оно превышает или сопоставимо с таковым в отдельных регионах и водоемах: Челябинская обл. — 40 видов (Ярушина и др., 2004), бассейн реки Вятки — 23 (Штина, 1997), ацидные озера Вологодской обл. — 14 (Корнева, 1994), низко минерализованные озера северо-востока США — 24 (Camburn, Charles, 2000), Байкал — 30 (Поповская и др., 2002), Волга — 31 (Генкал, 1992). Выявленная диатомовая флора сфагновых болот превышает число видов *Centrophyceae*, обнаруженных к настоящему моменту в водоемах и водотоках запада Приволжской возвышенности (Куликовский, в печати). Особый интерес представляют находки редких для флоры России и Центральной Европы видов *Aulacoseira alpigena*, *A. pfaffiana*, недостаточно изученных *A. italica*, *A. subarctica* f. *subborealis*, *Cyclotella comensis*, *C. tripartita*. Уменьшение олиготрофных местообитаний и узкая экологическая валентность характерных для них видов ведут к сокращению их ареалов в отличие от эвтрофных и галофильных таксонов, способных прогрессивно проникать в реки при их индустриальном загрязнении (Lange-Bertalot, 1998). Проблема охраны отдельных групп и водорослей

в целом широко обсуждается в современной литературе (Паламарь-Мордвинцева и др., 1998; Масюк, Лилицкая, 2000; Кондратьева, 2002, 2003, 2005, и др.). Невозможность индивидуальной охраны микроскопических организмов требует сохранения целых экосистем, в том числе сфагновых болот запада Приволжской возвышенности, расположенных на южной границе своего распространения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А. Ф. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журн. общ. биол. 1994. Т. 55. № 3. С. 285—302.

Алимов А. Ф. Биоразнообразие как характеристика структуры сообщества // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1998. № 4. С. 434—439.

Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб., 2000. 147 с.

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Богдановская-Гиенэф И. Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2. С. 425—468.

Водоп'ян Н. С. Флора діатомових водоростей водойм Малого Полісся // Укр. бот. журн. 1976. Т. 23. № 5. С. 485—489.

Воронихин Н. Н. К флоре водорослей Северной Карелии // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 66—87.

Галкина Е. А. Сфагновые болота // Растительный покров СССР. Пояснит. текст к «Геоботанической карте СССР». М.; Л., 1956. С. 553—572.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 128 с.

Генкал С. И. Aulacoseira italica, *A. valida*, *A. subarctica* и *A. volgensis* sp. nov. (*Bacillariophyta*) в водоемах России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 40—46.

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Материалы к флоре водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) некоторых озер Прибайкалья и Забайкалья // Биология внутр. вод. 2001. № 1. С. 3—10.

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Bacillariophyta планктона горных озер бассейна реки Лены. 1. *Centrophyceae* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1588—1596.

Генкал С. И., Вехов Н. В. Новые данные о флоре *Bacillariophyta* водоемов архипелага Новая Земля и острова Вайгач // Биология внутр. вод. 2004. № 2. С. 3—10.

Генкал С. И., Комулайнен С. Ф. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии (Россия). Бассейн реки Лижмы // Альгология. 2000. Т. 10. № 1. С. 63—66.

Генкал С. И., Куликовский М. С. Центрические диатомовые водоросли в сфагновых болотах лесостепной зоны // Актуальные проблемы современной альгологии. Тез. докл. III. Междунар. конф. Харьков, 2005. С. 193.

Генкал С. И., Поповская Г. И. Центрические диатомовые водоросли селенгинского мелководья озера Байкал // Биология внутр. вод. 2003. № 2. С. 9—14.

Генкал С. И., Семенова Л. А. Материалы к флоре водорослей (*Bacillariophyta*) Обского Севера // Изучение реки Оби и ее притоков в связи с хозяйственным освоением Западной Сибири. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. Л., 1989. С. 43—55.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Некоторые новые и редкие виды центрических диатомовых водорослей водоемов Северо-запада России и Прибалтики // Биология внутр. вод. 2001. № 3. С. 11—19.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Интересные и новые для России представители рода *Aulacoseira* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 117—122.

Генкал С. И., Трифонова И. С. К изучению центрических водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) планктона Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13. № 3. С. 293—304.

Генкал С. И., Ярушина М. И. Материалы к флоре центрических (*Centrophyceae*) диатомовых водорослей водоемов Среднего Урала // Биология внутр. вод. 2002. № 2. С. 27—32.

Генкал С. И., Лупикина Е. Г., Лепская Е. В. Cyclotella tripartita (*Bacillariophyta*) из озер Камчатки и Забайкалья // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 426—435.

Горшкова С. С. Некоторые данные о водорослях двух переходных болот Белгородской области // Вестн. ЛГУ. 1971. № 21. Вып. 4. С. 48—56.

Денисенков В. П. Основы болотоведения. СПб., 2000. 224 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 1992. Т. 2. Вып. 2. 125 с.

Дидух Я. П. Проблемы активности видов растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 926—935.

Забелина М. М., Киселев И. И., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1951. Вып. 4. 618 с.

Зауэр Л. М. Некоторые данные о водорослях верховых болот // Бот. журн. 1950. Т. 36. № 6. С. 612—629.

Зауэр Л. М. К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. М.; Л., 1956. Вып. 10. С. 33—174.

Иванов А. И., Чистякова А. А. Моховые болота Пензенской области // Охрана биологического разнообразия и развития охотничьего хозяйства России. Сб. матер. Всеросс. конф. Пенза, 2005. С. 33—36.

Киселев И. А. Жизнь в болотах и болотные отложения // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л., 1950. Т. 3. С. 623—682.

Кондратьева Н. В. О подходах к исследованию биоразнообразия // Альгология. 2000. Т. 10. № 1. С. 3—21.

Кондратьева Н. В. О принципах отбора видов водорослей Украины, подлежащих первоочередной охране // Альгология. 2002. Т. 12. № 1. С. 3—23.

Кондратьева Н. В. Об организации работ, направленных на создание Красного списка видов водорослей Украины // Альгология. 2003. Т. 13. № 2. С. 117—136.

Кондратьева Н. В. Развитие альгосозологических исследований в Украине // Альгология. 2005. Т. 15. № 1. С. 3—13.

Корнева Л. Г. Фитопланктон как показатель ацидных условий в небольших лесных озерах // Структура и функционирование экосистем ацидных озер. СПб., 1994. С. 65—98.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Новые и интересные диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) из разнотипных озер Дарвинского заповедника (Вологодская область) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 2. С. 15—20.

Куликовский М. С. Сравнительный анализ флор диатомовых водорослей разнотипных биотопов Пензенской области. Оренбург (в печати).

Левадная Г. Д., Сафонова Т. А. Диатомовые водоросли водоемов поймы нижнего течения Оби и прилегающих районов лесотундры // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Ч. 2(4). Новосибирск, 1972. С. 71—77.

Левкина Л. М., Сизова Т. П., Успенская Г. Д. Альгофлора верхового болота Волковское Московской области // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1984. № 3. С. 39—42.

Лосева Э. И., Стенина А. С., Марченко-Вагапова Т. И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2004. 160 с.

Масюк Н. П., Лилицкая Г. Г. О подходах к составлению контрольного списка зеленых жгутиковых водорослей (*Chlorophyta*) Украины // Альгология. 2000. Т. 10. № 3. С. 235—243.

Медведева Л. А., Баринова С. С. Пресноводные водоросли некоторых водоемов Хабаровского края // Бот. журн. 2004. Т. 84. № 11. С. 1768—1782.

Мосолова Н. Н. Сфагновые мхи Пензенской области // Охрана биологического разнообразия и развития охотничьего хозяйства России. Сб. мат. Всеросс. конф. Пенза, 2005. С. 57—60.

Охапкин А. Г., Генкал С. И. Состав и экология доминирующих видов диатомовых водорослей планктона водотоков бассейна Средней Волги. Виды рода *Stephanodiscus* Ehr. // Биология внутр. вод. 2000. № 4. С. 36—46.

Охапкин А. Г., Генкал С. И. Экология массовых видов диатомовых водорослей планктона водотоков бассейна Средней Волги: виды родов *Aulacoseira* Thw., *Melosira* Ag., *Cyclotella* Kütz., *Cyclostephanos* Round, *Sceletonema* Grev., пеннатные диатомеи // Биология внутр. вод. 2001. № 1. С. 27—35.

Охапкин А. Г., Старцева Н. А. Состав и экология массовых видов фитопланктона малых водоемов городских территорий (диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 84—96.

Паламарь Г. М. Водоросли болот Полесья, их экология и значение для типологии болот: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1953. 10 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М., Царенко П. М., Вассер С. П. К вопросу о составлении «Красных списков» водорослей Украины // Альгология. 1998. Т. 8. № 4. С. 341—350.

Парахонська Н. О., Мошкова Н. О. Рослинний покрив болота Волисок у Поліському заповіднику та деякі його альгосинузії // Укр. бот. журн. 1975. Т. 32. № 6. С. 741—746.

Пивоварова Ж. Ф. Водоросли засоленных почв лесостепной Барабы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 23 с.

Поповская Г. И., Скабичевский А. П. К морфологии и систематике *Melosira baicalensis* (C. Meyer) Wisl. // Новости систематики низших растений. Л., 1970. Т. 7. С. 7—13.

Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: Атлас-определитель. Новосибирск, 2002. 168 с.

Порецкий В. С. Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) европейского Севера СССР. Порядок *Centrales* // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. М.; Л., 1951. Вып. 7. С. 731—832.

Прошкина-Лавренко А. И. Экологический очерк водорослей водоемов левобережных террас долины реки Северный Донец // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. М.; Л., 1954. Вып. 9. С. 105—190.

Сафонова Т. А. Водоросли малых водоемов юго-восточного Васюганья // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск, 1977. С. 86—105.

Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. Систематика, экология и распространение. М., 1960. 351 с.

Солянов А. А. Растительный покров и геоботаническое районирование Пензенской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1967. 26 с.

Спрыгин И. И. Сфагновые болота Приволжской возвышенности. Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья // Научное наследство. М., 1986. Т. 11. С. 244—268.

Сытник К. М., Вассер С. П. Современные представления о биологическом разнообразии // Альгология. 1992. Т. 2. № 3. С. 3—17.

Тарноградский Д. А. Микрофлора и микрофауна Сакочавских торфяных водоемов Кавказа // Работы Северо-Кавказ. гидробиол. станции Горского с.-х. ин-та. 1945. Т. 4. № 2—3. С. 7—12.

Торфяной фонд Пензенской области. М., 1969. 74 с.

Трифонова И. С., Генкал С. И., Павлова О. А. Состав и сукцессии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) в планктоне городских водоемов Санкт-Петербурга // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 42—52.

Тюремнов С. Н. Торфяные месторождения. М., 1976. 488 с.

Фомин А. В. Болота Европейской России. СПб., 1898. 65 с.

Чигуряева А. А. Ивановские торфяники // Уч. зап. СГУ. Т. 15. Вып. 7. Биология. Саратов, 1941. С. 3—79.

Чистякова А. А., Куликовский М. С. Растительность сфагновых болот Пензенской области и ее антропогенная динамика // Проблемы охраны природных ландшафтов и биоразнообразия России и сопредельных стран. Сб. матер. Междунар. конф. Пенза, 2004. С. 131—134.

Шешукова-Порецкая В. С. История водоемов Зауралья на основе изучения их диатомовой флоры // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. науки. Вып. 40. Альгология и микология. Л., 1955. № 191. С. 105—162.

Шешукова-Порецкая В. С. Диатомовая флора некоторых торфяников побережья Балтики (Эстонская ССР и Калининградская область) // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1962. Вып. 49, № 313. С. 137—169.

Штина Э. А. Флора водорослей бассейна реки Вятки. Киров, 1997. 96 с.

Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л., 1981. 269 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 236 с.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II Раб. совещ. по сравнит. флористике. Л., 1987. С. 13—28.

Ярушина М. И., Танаева Г. В., Еремкина Т. В. Флора водорослей водоемов Челябинской области. Екатеринбург, 2004. 308 с.

Camburn K., Charles D. Diatoms of low-alkalinity lakes in the northeastern United States. Philadelphia, 2000. 152 p.

Denys L. A check-list of the diatoms in the Holocene deposits of the western Belgian coastal plain with a survey of their apparent ecological requirements. II. *Centrales*. Belgium, 1991. 92 p.

Edlund M. B., Brant L. Frustulia bahlsii sp. nov., a freshwater diatom from the Eastern U.S.A. // Diatom Research. 1997. Vol. 12. N 2. P. 207—216.

Genkal S. I., Popovskaya G. I. New data on the frustule morphology of *Aulacoseira islandica* (*Bacillariophyta*) // Diatom Research. 1991. Vol. 6. N 2. P. 255—266.

Krammer K. The genus *Pinnularia*. Diatoms of Europe. 2000. 703 p.

Lange-Bertalot H. A first ecological evaluation of the diatom flora in Central Europe: species diversity, selective human interaction and the need for habitat protection // Ocean. Studies. 1998. 2. P. 5—12.

Lange-Bertalot H. Navicula sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* s. str., *Frustulia*. Diatoms of Europe. 2001. 526 p.

Niessen H. Ökologische Untersuchungen über die Diatomeen und Desmidiaceen des Murnauer Moores // Arch. Hydrobiol. 1956. Bd 51. P. 281—375.

SUMMARY

Centric diatoms (31 species) were found in 10 sphagnum bogs of the western Privolzhskaya Hills (Penza Region). Morphology of rare and interesting species is discussed. Centric diatoms found in all the studied bogs are a stable component of their biota. *Aulacoseira*, *Stephanodiscus* and *Cyclotella* species are presented most widely in the bogs. Species diversity depends on the number of biotopes where

the samples were taken. The problem of diatom flora consisting of ecologically heterogeneous species being not typical of sphagnum bogs is discussed. The diatom species have different frequency of occurrence in the studied samples. *Aulacoseira islandica* and *A. granulata* are the most typical of sphagnum bogs. Different diatom species were found irregularly in sphagnum massif. The greatest number of *Centrophyceae* was recorded in more drowned sites of a floating bog.

УДК 581.526.35 : 553.972 : 551.794 (470.13) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 10

© Р. Н. Алексеева, Н. Н. Гончарова

ФЛОРА И ТОРФЯНЫЕ ЗАЛЕЖИ БОЛОТА ТИПА ААПА ВАДЧАРТЫ (БАССЕЙН РЕКИ ПЕЧОРА)

R. N. ALEKSEEVA, N. N. GONCHAROVA.

FLORA AND PEATLANDS OF THE VADCHARTY AAPA-MIRE (THE PECHORA RIVER BASIN)

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982 Сыктывкар, Коммунистическая, 28
Факс (8212) 24-01-63
E-mail: alekseeva@ib.komisc.ru; goncharova@ib.komisc.ru
Поступила 29.06.2005
Окончательный вариант получен 20.01.2006

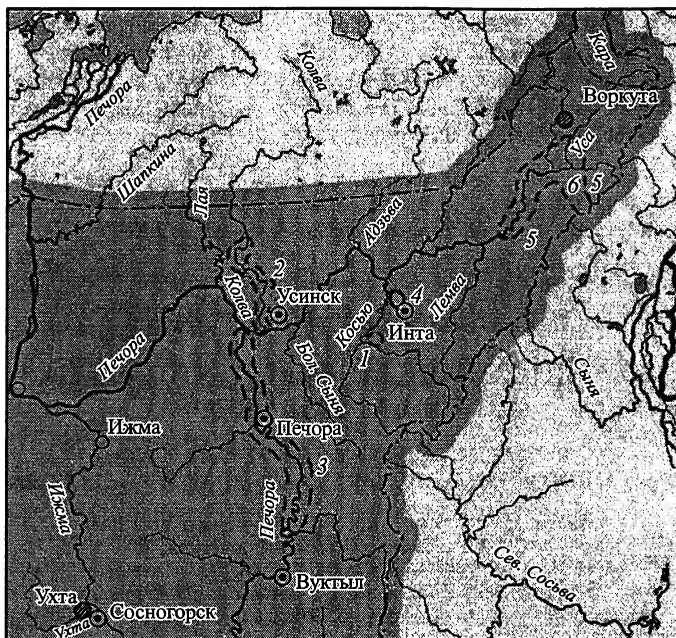
Изучены комплексные растительные сообщества, флористический состав и торфяные залежи болота Вадчарты типа аапа (бассейн р. Печоры). Уникальность и своеобразие болота Вадчарты с редкими и интересными видами растений свидетельствуют о необходимости выделения его в качестве заказника.
Ключевые слова: аапа-болото, флора, растительность, вид, торф.

Болото Вадчарты площадью 23 672 га расположено в бассейне нижнего течения р. Кожим, на водоразделе рек Кожим и Черная, притоков р. Косью (бассейн р. Печоры; см. рисунок).

Исследованная территория сложена пермскими песчаниками, глинами, мергелями, конгломератами, сланцами с прослоями углей (Атлас..., 1964). Четвертичные отложения представлены аллювиальными (песчано-глинистыми и торфяными) образованиями. По климатическому районированию район исследований входит в Приполярный равнинный, для которого характерны длительная умеренно-суровая зима и прохладное лето. Средняя температура воздуха самого теплого месяца (июля) равна 13—14° С, самого холодного месяца (января) — –17.5— –20° С. Продолжительность безморозного периода 60—85 дней. Годовая сумма осадков 400—500 мм при малой величине испарения с суши (150—200 мм/год). Сочетание указанных факторов способствует сильному увлажнению территории.

Исследования проводились в южной части болотной системы, в подзоне северной тайги. По районированию Н. Я. Каца (1971), изученное болото Вадчарты входит в среднепечорскую провинцию северной тайги и аапа-болот или в восточноевропейскую провинцию (Боч, Мазинг, 1979). Исследования аапа-болот на северо-востоке Европейской России (Боч, 1963; Боч, Солоневич, 1965, 1967, 1972; Алексеева, 1974а, б) выявили особенности болот этого типа и закономерности их распространения, расширили представления о границах среднепечорской провинции аапа-болот, выделенной Н. Я. Кацем (1971).

Болото Вадчарты очень своеобразно по своему типу, это аапа-болото с участками бугристого рельефа, расположенное в переходной полосе между зонами припечорских аапа- и крупнобугристых болот на северо-востоке территории Республи-



Карта-схема размещения крупнобугристых и аапа-болот (бассейн средней Печоры; пунктиром обозначены районы исследований аапа-болот).

1 — болото Вадчарты типа аапа, *2* — район колвинских аапа-болот, *3* — район припечорских аапа-болот, *4* — район крупнобугристых болот, *5* — район обширных крупнобугристых болот (по М. С. Боч и Н. Г. Солоневич, 1972), *6* — район усинских аапа-болот (по М. С. Боч и Н. Г. Солоневич, 1972).

ки Коми (район г. Инты). Ему присущи особенности тех и других типов болот. Результаты исследований болота Вадчарты дополняют общую картину размещения аапа- и других типов болот на северо-востоке Европейской России. Уникальность болота Вадчарты заключается не только в особенностях аапа-типа, но и в том, что вдоль его юго-восточной окраины узкой полосой тянется кедровник с елью и березой (Кадастр..., 1993). Это памятник природы — изолированное островное местонахождение кедра сибирского на северной границе ареала.

Впервые разведка болота Вадчарты была произведена в 1953 г. сотрудниками горьковского отделения треста «Росторфразведка», в результате которой была дана качественная характеристика торфа. В 2003 г. учеными Института биологии Коми НЦ УрО РАН были детально изучены флора, растительность и стратиграфия торфяных залежей.

Материал и методика

Исследования на болотах проводились методом маршрутных геоботанических профилей по общепринятой методике. Значения pH (кислотность водной среды) измеряли колориметрическим методом с использованием тестово́й бумаги; эти измерения проводились при описании всех растительных сообществ.

Сосудистые растения определены по Флоре северо-востока европейской части СССР (1974—1977). Названия видов приведены в основном по сводке С. К. Черепанова (1995). Проведен систематический, географический, ценотический и эко-

логический анализ флоры, при котором мы основывались на работе Б. А. Юрцева (1968) и данных Флоры..., 1974—1977.

Определение мхов проводилось по Определителю сфагновых мхов СССР (Абрамова, Савич-Любицкая, Смирнова, 1961; Савич-Любицкая, Смирнова, 1968). Таксономический, систематический, географический и экологический анализ бриофлоры проведен в соответствии с работами А. С. Лазаренко (1956), Р. Н. Шлякова (1961), Т. П. Шубиной, В. Г. Железновой (1994, 2002). Названия видов выверены по: М. С. Игнатову, О. М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992).

Результаты и обсуждение

Болото Вадчарты образует сложную систему, в целом имеющую ровную поверхность с небольшим уклоном в сторону реки. Окраины болота, а также некоторые его участки облесены *Picea obovata* высотой до 5 м и *Betula pubescens* высотой 3—5 м. Единично встречается *Pinus sylvestris*. По всей исследованной части болота распространены различные виды ив: *Salix lapponum*, *S. myrtilloides*, *S. myrsinites*.

Для болота Вадчарты характерны разнообразные комплексы: грядово-озерково-мочажинные, грядово-мочажинные, грядово-бугристо-мочажинные, мелкокочковатые, из которых наиболее распространен первый. Грядово-мочажинные комплексы занимают обычно окрайки болота. Гряды высотой 20 см составляют 30 % площади комплекса. На грядах распространены древесно (ель, береза)-кустарничково-травяно-сфагновые сообщества, которые отличаются разнообразием видового состава растений. Здесь произрастают *Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Trichophorum alpinum*. Характерны также осоки: *Carex diandra*, *C. chordorrhiza*. Редко встречаются *Galium uliginosum*, *Rumex acetosa*, *Drosera rotundifolia*. Моховой покров образуют *Sphagnum capillifolium* (покрытие 75 %), *Calliergon stramineum* (20 %), *Aulacomnium palustre* (5 %). На некоторых кочках покрытие *Sphagnum capillifolium* достигает 100 %. Мочажины травяно-гипновые, очень обводненные, местами с водой на поверхности. Видовой состав сосудистых растений здесь также разнообразен. Кроме большинства видов, общих для гряд и мочажин, в последних встречаются *Stellaria crassifolia* и *Eriophorum angustifolium*. Из мхов преобладает *Warnstorfia exannulata* (покрытие 60 %), менее распространены *Plagiomnium ellipticum* (20 %), *Calliergon richardsonii* (10 %), *Brachythecium mildeanum* (10 %). Уровень грунтовых вод находится здесь в 10 см от поверхности болота; pH воды равен 5. Торфяная залежь топяно-лесная низинная мощностью 1.25. Основную часть залежи слагает осоково-гипновый низинный торф. Степень разложения его с глубиной изменяется от 15 до 35 %.

По направлению к центру описанный выше комплекс растительности сменяется грядово-озерково-мочажинным, занимающим до 50 % площади болота. Древесный ярус отсутствует. На грядах высотой 35—40 см, занимающих 35 % площади комплекса, развиты кустарничково-травяно-сфагновые сообщества. Растительный покров гряд представлен *Betula nana*, *Salix lapponum*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, из трав наиболее обилен *Equisetum fluviatile*, менее распространены *Bistorta major*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Galium uliginosum*, *Rumex acetosa*. Моховой покров образован *Sphagnum warnstorfii* (покрытие 80 %), бриевыми мхами (20 %): *Tomenthypnum nitens*, *Plagiomnium ellipticum*, *Campylium stellatum*, *Aulacomnium palustre*. Мочажины заняты травяно-гипновыми сообществами,

и обычно их площадь намного превышает площадь гряд. В них изредка встречается *Salix lapponum*, обильны *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Trichophorum alpinum*, осоки (*Carex diandra*, *C. limosa*), реже отмечаются *Eriophorum angustifolium*, *Stellaria crassifolia*, *Comarum palustre*. Покрытие бриевых мхов (*Warnstorfia exannulata*, *Calliergon richardsonii*, *Rhizomnium punctatum*, *Meesia triquetra*, *Bryum* sp.) составляет 100 %. Уровень грунтовых вод здесь в 10 см от поверхности болота; pH воды 5. Торфяная залежь топяно-лесная низинная мощностью 1 м. В сложении залежи преобладает гипновый низинный торф. Степень разложения его равна 20—25 %. На некоторых участках подобных комплексов появляются *Picea obovata* высотой 0.7—5.0 м и *Betula pubescens* высотой 3.5 м. Единично встречается *Pinus sylvestris* (высота 6 м).

Озерки неглубокие, длиной 3 м, шириной 1 м, заросшие вахтой, хвощем, *Carex paupercula*. Их берега покрыты почти сплошь *Eriophorum angustifolium*, *Carex diandra*.

На болоте Вадчарты встречаются участки грядово-бугристо-мочажинного комплекса. Растительность гряд аналогична описанным выше. Бугры занимают 25 % площади комплекса. Они почти округлой формы, длиной 7—10 м, шириной 6—8 м. Их высота 55—60 см. Бугры распространяются по профилю на расстоянии приблизительно 200 м. Их покрытие растительностью составляет 20 %, остальное — обнаженная поверхность торфа. На буграх произрастают угнетенный *Trichophorum alpinum*, *Carex paupercula*, *Menyanthes trifoliata*, *Stellaria crassifolia*, из мхов — *Warnstorfia exannulata*. Мочажины кочковатые. Растительность мочажин имеет богатый видовой состав. Кочки заняты *Salix lapponum*, *S. myrtilloides*, *Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*. В понижениях между кочками обильны *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex paupercula*, *Trichophorum alpinum*, менее распространены *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Stellaria crassifolia*, угнетенный *Galium uliginosum* и редко встречаются *Utricularia vulgaris*, *Epilobium palustre*, в единственном экземпляре — *Rumex acetosa*. Моховой покров образован сфагновыми — *Sphagnum warnstorfii*, *S. obtusum*, *S. squarrosum* (покрытие 50 %) и бриевыми мхами — *Warnstorfia exannulata* (50 %). Участки, покрытые сфагновыми мхами, чередуются с участками, для которых характерен *Warnstorfia exannulata*. Уровень воды в 3—5 см от поверхности болота; pH воды 5. Торфяная залежь топяно-лесная низинная мощностью 1 м. Основную часть залежи слагает осоковый низинный торф, степень разложения которого 10—20 %.

Исследованная часть болота Вадчарты типа аапа отличается разнообразием флористического состава, что объясняется его питанием грунтовыми водами. Видовой состав исследованных болот насчитывает 85 видов растений, из них 49 — сосудистые, 34 — мохообразные и 2 — лишайники.

На обследованной части болота выявлено, как указано выше, 49 видов высших сосудистых растений, относящихся к 22 семействам и 33 родам (табл. 1). По числу видов преобладают семейства *Cyperaceae* — 12 (24.5 %) и *Ericaceae* — 6 (12.4 %). По 3 вида (6.2 %) содержат семейства *Salicaceae* и *Scrophulariaceae*, по 2 вида — семейства *Betulaceae*, *Rosaceae*, *Pinaceae*, *Droseraceae*, *Polygonaceae*, *Poaceae*, *Caryophyllaceae* (4.1 %). Остальные представлены одним видом — *Polygonaceae*, *Menyanthaceae*, *Scheuchzeriaceae* и др.

По числу видов ведущие места занимают роды *Carex* (7), *Eriophorum* (4), *Salix* (3). Роды *Oxycoccus*, *Betula*, *Drosera* содержат по 2 вида.

Географический анализ парциальной флоры болота показал, что среди широтных групп главенствующую роль занимают бореальные виды (61.2 %), которые представлены осоками (*Carex limosa*, *C. juncella*, *C. paupercula*, *C. rostrata*, *C. chor-*

ТАБЛИЦА 1

Распределение высших сосудистых растений по семействам

Семейства	Число видов	% от общего числа видов
Cyperaceae	12	24.5
Ericaceae	6	12.4
Salicaceae	3	6.2
Scrophulariaceae	3	6.2
Betulaceae	2	4.1
Pinaceae	2	4.1
Rosaceae	2	4.1
Droseraceae	2	4.1
Polygonaceae	2	4.1
Poaceae	2	4.1
Caryophyllaceae	2	4.1
Onagraceae	1	2.0
Rubiaceae	1	2.0
Menyanthaceae	1	2.0
Empetraceae	1	2.0
Saxifragaceae	1	2.0
Polypodiaceae	1	2.0
Lentibulariaceae	1	2.0
Asteraceae	1	2.0
Umbelliferae	1	2.0
Juncaginaceae	1	2.0
Equisetaceae	1	2.0
Всего	49	100

dorrhiza), пушицами (*Eriophorum gracile*, *E. russeolum*, *E. angustifolium*, *E. vaginatum*), разнотравьем (*Galium uliginosum*, *Comarum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Menyanthes trifoliata* и др.) (табл. 2).

Участие арктобореальных и гипоарктических видов на исследованном болоте по сравнению с бореальными незначительно (16.3 и 10.2 % соответственно), но эти виды (*Andromeda polifolia*, *Betula nana*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *Ledum decumbens*, *Rubus chamaemorus* и др.) являются неотъемлемым компонентом

ТАБЛИЦА 2

Сводный список видов сосудистых растений болота Вадчарты

Виды	Группа растений			
	широтная	долготная	экологическая	ценотическая
Деревья				
Betula pubescens	Б	ЕЗС	М	Л
Picea obovata	Б	ЕА	М	Л
Pinus sylvestris	Б	ЕА	М	Л
Кустарники				
Betula nana	АБ	Е	МГ	Бл
Salix lapponum	АБ	ЕС	Г	Бл
S. myrsinites	АА	Е	Г	ВБл
S. myrtilloides	Б	ЕА	Г	Бл

Виды	Группа растений			
	широтная	долготная	экологическая	ценотическая
Кустарнички				
Andromeda polifolia	АБ	Ц	МГ	Бл
Chamaedaphne calyculata	Б	ЕА	МГ	Бл
Empetrum hermaphroditum	Гип	ЕА	МГ	ЛБл
Ledum decumbens	Гип	ААм	МГ	Бл
Oxycoccus microcarpus	Гип	ЕА	Г	Бл
O. palustris	Б	Ц	ГМ	Бл
Vaccinium uliginosum	АБ	Ц	МГ	ЛБл
Травы				
Bistorta major	Б	Ц	М	Лг
Calamagrostis neglecta	Б	Ц	М	Лг
Cardamine pratensis	Б	Ц	МГ	Лг
Carex diandra	Б	Ц	Г	Бл
C. limosa	Б	Ц	Г	Бл
C. juncella	Б	ЕС	Г	Бл
C. paupercula	Б	Ц	Г	Бл
C. rostrata	Б	Ц	Г	Бл
C. chordorrhiza	Б	Ц	Г	Бл
Comarum palustre	Б	Ц	Г	Бл
Dianthus superbus	Б	ЕА	М	Лг
Drosera anglica	Б	Ц	Г	Бл
D. rotundifolia	Б	Ц	Г	Бл
Epilobium palustre	Б	Ц	Г	Бл
Equisetum fluviatile	П	Ц	Г	ВБл
Eriophorum gracile	Б	Ц	Г	Бл
E. russeolum	Гип	ЕА	Г	Бл
E. angustifolium	АБ	Ц	Г	Бл
E. vaginatum	АБ	Ц	МГ	Бл
Euphrasia frigida	Суб	ПГрЕ	МГ	Лг
Galium uliginosum	Б	ЕА	Г	ЛгБл
Ligularia sibirica	Б	ЕА	Г	ЛБл
Menyanthes trifoliata	Б	Ц	Г	ВБл
Rubus chamaemorus	Гип	Ц	Г	Бл
Rumex acetosella	Б	Ц	М	Лг
Pedicularis palustris	НБ	ЕА	Г	Бл
P. spectrum-carolinum	Б	ЕА	МГ	ЛБл
Poa pratensis	Б	Ц	М	Лг
Saxifraga hirculus	АБ	Ц	Г	Бл
Stellaria crassifollia	АБ	Ц	МГ	ЛБл
Thyselinum palustre	Б	Е	Г	Бл
Trichophorum alpinum	Б	Ц	Г	Бл
Triglochin maritima	П	Ц	Г	ВБл
Utricularia vulgaris	Б	Ц	Г	В

Примечание. Широтные группы: АА — арктоальпийская, АБ — арктобореальная, Б — бореальная, Гип — гипоарктическая, НБ — неморально-бореальная, Суб — субарктическая. Долготные группы: ААм — азиатско-американская, Е — европейская, ЕА — евроазиатская, ЕЗС — европейско-западносибирская, ЕС — европейско-сибирская, ПгрЕ — приатлантическо-гренландско-европейская, Ц — циркумполярная. Экологические группы: М — мезофит, МГ — мезогигрофит, ГМ — гигромезофит, Г — гигрофит. Ценотипы: Бл — болотный, Л — лесной, Лг — луговой, ЛБл — лесо-болотный, ЛгБл — лугово-болотный, ВБл — водно-болотный.

большинства растительных сообществ, представленных на данном болоте. Участие остальных групп небольшое.

По характеру долготного распространения преобладают циркумполярные (57.1 % — *Carex limosa*, *Drosera rotundifolia*, *Saxifraga hirculus*) и евразиатские (22.4 % — *Chamaedaphne calyculata*, *Galium uliginosum*) географические элементы. Часть видов находится на восточной границе своего распространения.

Важным показателем строения растительного покрова является эколого-ценотический состав флоры. Экологический анализ показал, что по отношению к влажности субстрата среди выявленных растений наиболее распространены гигрофильные виды (51.0 %). В основном это типичные болотные травы (*Carex limosa*, *C. paupercula*, *C. rostrata*, *C. chordorrhiza*, *Eriophorum angustifolium* и др.). Группа мезофитов, в том числе и мезогигрофитов (суммарное участие — 49.0 %), также широко представлена, но к ней относятся в основном виды, благополучно произрастающие и в других местообитаниях: *Pinus sylvestris*, *Salix myrsinites*, *Vaccinium uliginosum*, *Bistorta major*, *Equisetum fluviatile*, *Triglochin maritima* и др. (табл. 2).

На исследованном болоте выявлено 34 вида мохообразных, что составляет 33.3 % от общего числа видов. Все эти виды относятся к 12 семействам и 19 родам (табл. 3). Ведущими семействами по числу видов являются *Sphagnaceae* — 10 (29.5 %) и *Amblystegiaceae* — 7 (20.6 %). К сем. *Mniaceae* относятся 3 вида. Остальные семейства представлены 1—2 видами. Род *Sphagnum* является самым крупным по числу видов.

Бореальный широтный элемент играет значительную роль в бриофлоре исследованного болота и составляет 73.5 % (табл. 4). В эту группу входят *Aulacomnium palustre*, *Calliergon giganteum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. balticum* и др., т. е. виды, обычные для болот. Виды, характерные для умеренных частей Арктики и севера таежной зоны, составляют в сумме 20.6 %. Гипоарктический элемент представлен *Calliergon richardsonii*, *Helodium blandowii*, *Meesia triquetra*, *Tomenthypnum nitens*, гипоарктогорный — *Campylium stellatum*, *Dicranum congestum*, *Hematocaulis vernicosus*.

По долготному распространению основная часть видов имеет ареал, который ограничен Голарктикой (*Calliergon giganteum*, *Pseudocalliergon lycopodioides*, *Sphagnum fallax* и др.). Биполярное распространение у 8 видов — *Aulacomnium palustre*, *Campylium stellatum*, *Warnstorfia exannulata* и др.

ТАБЛИЦА 3

Распределение видов по семействам (мохообразные)

Семейства	Число видов	% от общего числа
Sphagnaceae	10	29.5
Amblystegiaceae	7	20.6
Mniaceae	3	8.8
Polytrichaceae	2	5.9
Meesiaceae	2	5.9
Brachytheciaceae	2	5.9
Dicranaceae	2	5.9
Aulacomniaceae	2	5.9
Hylocomniaceae	1	2.9
Bryaceae	1	2.9
Helodiaceae	1	2.9
Calipogeaceae	1	2.9
Всего	34	100

ТАБЛИЦА 4

Сводный список мохообразных болота Вадчарты

Виды	Группа растений		
	широтная	долготная	экологическая
Aulacomnium palustre	Б	БП	Г
Brachythecium mildeanum	Б	Ц	МГ
Bryum sp.	—	—	—
Calliergon giganteum	Б	Ц	Г
C. richardsonii	ГА	Ц	Г
C. stramineum	Б	Ц	ГД
Calipogea sp.	—	—	—
Campylium stellatum	ГАГ	БП	Г
Dicranum bonjeanii	Б	Ц	М
D. congestum	ГАГ	Ц	КМ
Helodium blandowii	ГА	Ц	МГ
Hematocaulis vernicosus	ГАГ	Ц	Г
Hylocomnium splendens	Б	БП	М
Meesia triquetra	ГА	Ц	Г
Paludella squarrosa	Б	Ц	Г
Plagiomnium ellipticum	Б	Ц	ГМ
P. medium	Б	Ц	ГМ
Pleurozium schreberi	Б	БП	М
Polytrichum juniperinum	Б	БП	КМ
P. strictum	Б	БП	ГМ
Pseudocalliergon lycopodioides	Б	Ц	ГМ
Rhizomnium punctatum	Б	Ц	Г
Sphagnum angustifolium	Б	Ц	Г
S. balticum	Б	Ц	Г
S. capillifolium	Б	БП	Г
S. fallax	Б	Ц	Г
S. flexuosum	Б	Ц	Г
S. girgensohnii	Б	Ц	Г
S. obtusum	Б	Ц	Г
S. russowii	Б	Ц	Г
S. squarrosum	Б	Ц	Г
S. warnstorfii	Б	Ц	Г
Tomenthypnum nitens	ГА	Ц	Г
Warnstorfia exannulata	Б	БП	ГД

Примечание. Широтные группы: Б — бореальная, ГА — гипоарктическая, ГАГ — гипоарктогорная. Долготные группы: Ц — циркумполярная, БП — биполярная. Экологические группы: КМ — ксеромезофит, М — мезофит, МГ — мезогигрофит, ГМ — гигромезофит, Г — гигрофит, ГД — гидрофит.

Среди экологических групп мохообразных (по отношению к влажности субстрата) значительно преобладают гигрофиты (79.2 %), что обусловлено избыточным увлажнением болотных местообитаний. В эту группу входят все сфагновые и некоторые бриевые мхи (*Aulacomnium palustre*, *Calliergon giganteum*, *C. richardsonii*, *Paludella squarrosa*, *Tomenthypnum nitens* и др.). Представители другихэкологических групп представлены 2—4 видами. В напочвенном покрове было встречено только 2 вида лишайника — *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*.

Таким образом, можно отметить, что парциальная флора исследованной части болота Вадчарты достаточно богата и насчитывает 85 видов, что связано с мине-

ТАБЛИЦА 5

Видовой состав торфов исследованного участка болота Вадчарты

Виды торфа	Средняя степень разложения торфа, %	Встречаемость, %
Низинные		
Древесный	44.4	19.5
Древесно-осоковый	27.0	12.2
Древесно-хвощовый	45.0	2.5
Древесно-травяной	40.0	7.3
Древесно-гипновый	37.5	9.7
Осоковый	18.8	9.7
Травяной	35.0	2.5
Осоково-гипновый	23.1	19.5
Гипновый	22.1	17.1

ральным питанием грунтовыми водами. Флора носит ярко выраженный бореальный характер, большинство видов распространены только в пределах Голарктики. В целом проведенный анализ позволяет охарактеризовать флору как северную бореальную, типично болотную.

На болоте Вадчарты встречаются редкие виды: из сосудистых растений — *Trichophorum alpinum*, а из мохообразных — *Calliergon richardsonii*.

Болото Вадчарты сложено низинными торфами (9 видов), что характерно для аапа-типа (табл. 5). Торфяные залежи в основном сложены осоково-гипновыми (встречаемость 19.5 %), гипновыми (17.1 %) и древесными низинными (19.5 %) торфами.

Характерные особенности ботанического состава торфов, слагающих болото Вадчарты, следующие.

1. В торфяных залежах болот широко распространены как древесные, так и топяные торфа. Древесные остатки растений представлены березой, елью, ольхой, ивой.

2. В образцах торфа из травянистых остатков содержатся осоки (*Carex rostrata*, *C. riparia*, *C. lasiocarpa*, *C. caespitosa*, *C. chordorrhiza*, *C. globularis*) — 60—75, хвощ — 20—45, вахта — 15 %.

3. Моховые остатки в торфе представлены гипновыми мхами, содержание которых в некоторых образцах достигает 70 %. Основными торфообразователями являются мхи родов *Drepanocladus*, *Calliergon*, *Dicranum*, *Mnium*, *Polytrichum*, из сфагновых мхов — *Sphagnum warnstorfii*, *S. capillifolium*, *S. squarrosum*, *S. obtusum*, *S. girgensohnii*.

На болоте Вадчарты различаются 5 видов строения залежи (табл. 6). Наибольшую площадь занимает топяно-лесная низинная залежь, мощность которой 1.00—1.25 м. Степень разложения торфа в залежи изменяется от 15 до 50 %. Особенность болота Вадчарты заключается в том, что оно мелкозалежное: мощность торфяных залежей составляет всего лишь 0.50—1.25 м. Степень разложения низинных торфов в них колеблется от 15 % в верхних горизонтах до 55 % в нижних слоях залежи.

Таким образом, болото Вадчарты, располагаясь в переходной полосе между зонами аапа- и бугристых болот на северо-востоке Европейской России, характеризуется чертами, присущими тем и другим типам. Во флористическом отношении существует много общих черт с припечорскими (Алексеева, 1974а), колвинскими

ТАБЛИЦА 6

Виды торфяных залежей и их характеристика

Виды залежи	Мощность залежи, м	Степень разложения торфа, %
Низинные		
Лесная	1.00—1.25	20—50
Древесно-осоковая	1.00	25—40
Топяно-лесная	1.00—1.25	15—50
Многослойная лесо-топяная	1.00	25—45
Осоково-гипновая	0.50	15—25

(Алексеева, 1974б) и усинскими аапа-болотами (Боч, 1963; Боч, Солоневич, 1972): отсутствие или незначительное присутствие деревьев, в основном по окрайкам, большое видовое разнообразие сосудистых растений и мохообразных, значительное участие в растительных сообществах *Betula nana*, болотных кустарничков, а также *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata* и различных осок (на грядах), тех же осок, *Eriophorum russeolum*, *E. angustifolium*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* и других видов (на топяных участках). По сравнению с припечорскими аапа-болотами на болоте Вадчарты отсутствуют *Scheuchzeria palustris*, редко встречаются *Pinus sylvestris*, *Rubus chamaemorus*, *Drosera rotundifoila*, *Carex limosa*, на некоторых участках довольно обилен редкий для Республики Коми вид *Trichophorum alpinum*. В отличие от остальных аапа-болот мхи на грядах болота Вадчарты представлены *Sphagnum capillifolium* (75 %) или *S. warnstorfii* (80 %), редко — *S. balticum*, *S. fuscum*, на топяных участках в основном преобладает *Warnstorfia exannulata* (до 70—90 %).

Колвинские аапа-болота отличаются от припечорских тем, что в растительном покрове значительно меньше представлены *Pinus sylvestris* и *Scheuchzeria palustris*, обычные для северотаежных аапа-болот. На аапа и аапа-бугристых болотах бассейна р. Колвы в районе Полярного круга в пределах северной тайги отсутствуют *Pinus sylvestris*, *Scheuchzeria palustris*, очень редки *Drosera rotundifolia*, *Oxycoccus palustris*.

Имеются также различия в строении торфяных залежей упомянутых болот. В отличие от колвинских аапа-болот, частично сложенных переходными торфами, болото Вадчарты, так же как припечорские и усинские, образовано низинными торфами.

Уникальность и своеобразие болота Вадчарты с редкими видами распространенных здесь растений свидетельствуют о необходимости выделения его в качестве заказника.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность и признательность сотрудникам Г. В. Железновой и З. Г. Улле (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) за определение некоторых видов сосудистых растений и мохообразных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 716 с.

Алексеева Р. Н. Болота переходной полосы между зонами аапа- и бугристых болот на Северо-Востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1974а. Т. 59. № 1. С. 74—81.

Алексеева Р. Н. Аапа-болота среднего течения р. Печоры // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л., 1974б. С. 62—68.

Алексеева Р. Н. К вопросу о бугристых болотах на Европейском Северо-Востоке // Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в районах разведки, добычи и транспортировки нефти и газа. Сыктывкар, 1996. С. 92—96. (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 147. 1996).

Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.

Боч М. С. Об аапа-болотах на Северо-Востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 12. С. 1818—1822.

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 186 с.

Боч М. С., Солоневич Н. Г. Особенности стратиграфии лесотундровых болот на крайнем северо-востоке Коми АССР // Изв. Коми фил. ВГО. 1965. Вып. 10. № 10. С. 68—79.

Боч М. С., Солоневич Н. Г. Болота восточноевропейской лесотундры и их особенности // Растительность лесотундры и пути ее освоения. М.; Л., 1967. С. 182—193.

Боч М. С., Солоневич Н. Г. Болота и заболоченные редколесья и тундры // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л., 1972. С. 260—324.

Железнова В. Г. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб., 1994. 149 с.

Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1993. 190 с.

Кац Н. Я. Болота земного шара. М., 1971. 295 с.

Лазаренко А. С. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Рядянського Далекого Сходу // Укр. бот. журн. 1956. Т. 13. № 1. С. 31—40.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. С. 1—112.

Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л., 1974—1977. Т. 1—4.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Шляков Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961. 250 с.

Шубина Т. П., Железнова В. Г. Листостебельные мхи равнинной части средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 2002. 158 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблема истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1—2. P. 1—86.

SUMMARY

The plant communities, their floristic composition, complex characters of vegetation and peatlands of the Vadcharty aapa-type mire (the Pechora River basin) are studied. The mire should be taken under protection due to occurrence of rare and noteworthy plant species.

УДК 581.526.425 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 10

© В. Ю. Нешатаева,[1] В. Ю. Нешатаев,[2] И. В. Чернядьева[1]

СООБЩЕСТВА *KOBRESIA MYOSUROIDES* (*CYPERACEAE*) В РАЙОНЕ КЛЮЧЕВСКОЙ ГРУППЫ ВУЛКАНОВ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ КАМЧАТКА) И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

V. Yu. NESHATAYEVA, V. Yu. NESHATAYEV, I. V. CZERNYADJEVA.
RARE PLANT COMMUNITIES OF *KOBRESIA MYOSUROIDES* (*CYPERACEAE*) AT THE KLUCHEVSKAYA VOLCANO GROUP (CENTRAL KAMCHATKA) AND THEIR CLASSIFICATION

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: irina@AK2348.spb.edu
[2] Санкт-Петербургская государственная Лесотехническая академия им. С. М. Кирова
194021 С.-Петербург, Институтский пер., 5
E-mail: val@VN1872.spb.edu
Поступила 19.05.2005
Окончательный вариант получен 06.02.2006

Дана геоботаническая характеристика кобрезиевых сообществ в горно-тундровом поясе Ключевской группы вулканов. Впервые на Камчатке описаны криоксерофильные сообщества, образованные *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol., с участием редких и охраняемых видов сосудистых растений, мхов и лишайников. Выделены 2 новые ассоциации кобрезиевников, отнесенные к формации Kobresieta myosuroides. Охарактеризованы их флористический состав, фитоценотическая структура и экология, даны рекомендации по их охране. Обсуждаются вопросы классификации кобрезиевников Евразии и Северной Америки. Сообщества формации Kobresieta myosuroides отнесены к типу растительности травянистых многолетних аркто-высокогорных гемиксерофитов (Kobresietion), широко распространенному в высокогорных и арктических ландшафтах Северного полушария.

Ключевые слова: высокогорная растительность, классификация, ассоциации, редкие и охраняемые растительные сообщества, п-ов Камчатка.

Изучение растительного покрова Ключевской группы вулканов представляет значительный научный интерес, поскольку здесь расположены наиболее высокие на Дальнем Востоке горные массивы и активные в Евразии действующие вулканы. Растительность района формируется под воздействием различных вулканогенных факторов и имеет значительное своеобразие по сравнению с окружающими территориями. Общая характеристика растительности лесного и субальпийского поясов западных склонов Ключевской группы вулканов приведена в работах ряда авторов (Сидельников, 1981; Гришин, 1993, 1996 и др.). В то же время растительные сообщества горно-тундрового пояса в районе Ключевской группы вулканов до настоящего времени оставались практически не изученными. В этом районе, на высотах 1000—1400 м над ур. м. изредка встречаются своеобразные кобрезиевые сообщества, *Kobresia myosuroides* (*Cyperaceae*). Сообщества кобрезиевников, встречающихся на Камчатке, в литературе не описаны.

Кроме *K. myosuroides*, в горах Центральной и Северной Камчатки встречается *K. sibirica* (Turcz. ex Ledeb) Boeck., которая характерна для сообществ сырых мохово-кустарничковых и осоково-кустарничковых тундр субальпийского и горно-тундрового поясов. На о-ве Карагинский отмечена также *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz., встреченная в сообществах кустарничково-травяных тундр. Оба эти вида собственно кобрезиевых сообществ не образуют. В настоящей работе мы проводим геоботаническую характеристику сообществ кобрезиевников из *Kobresia myosuroides*, изученных в районе Ключевской группы вулканов, на западном макросклоне вулкана Ушковский (старое название — Плоская Дальняя).

Кобрезия мышехвостниковая — *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. (синонимы: *Carex myosuroides* Vill., *Elyna myosuroides* (Vill.) Fritsch, *E. bellardii* C. Koch., *Kobresia bellardii* (All.) Degl., *Cobresia bellardii* (All.) Degl.) — многолетнее травянистое растение сем. *Cyperaceae*, достигает 10—30 см выс., имеет граминоидный облик и образует очень плотные дерновины. Обладая ксероморфной структурой (узкие щетинковидные жесткие листья), *K. myosuroides* по особенностям водного режима отличается от настоящих ксерофитов и относится к экологической группе криофитов и психрофитов — растений, развивающихся при низких температурах на сухих местообитаниях (Банникова и др., 1980; Измайлова, 1986 и др.).

Циркумполярный аркто-альпийский ареал *Kobresia myosuroides* включает Шпицберген, Гренландию, Исландию, Фенноскандию, горные районы Российской Арктики, горы Средней Европы, Средиземноморья; субарктические высокогорья Полярного Урала, горы Якутии, Прибайкалья и Забайкалья, Алтай, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Аляску, Арктическую Канаду, горы Монголии, Китая, Японии и Северной Америки. На Дальнем Востоке кобрезия мышехвостниковая встречается на Чукотке, в Анюйском нагорье, в Анадырско-Пенжинском крае, в Корякском нагорье, в бассейне Колымы, в северном и среднем Приохотье, в Алданском, Нюкжинском, Верхне-Зейском и Уссурийском районах, а также на Камчатке и Северных Курилах (Сосудистые..., 1988).

Природные условия района исследований

Ключевская группа вулканов ограничивает с востока Центральную Камчатскую депрессию, находится на правом берегу р. Камчатки и отделена с севера и запада ее долиной, а с юга и востока — долинами ее притоков — рек Толбачик и Большая Хапица. Протяженность Ключевского вулканического массива с севера на юг составляет свыше 100 км, с запада на восток — около 70 км. Ключевскую группу образуют 12 крупных вулканов: Ключевская сопка (4850 м[1]), Камень (4575 м), Крестовский (4108 м), Ушковский (3930 м), Острый Толбачик (3682 м), Плоский Толбачик (3085 м), Большая Зимина (3081 м), Средний (2990 м), Большая Удина (2923 м), Безымянный (2800 м), Острая Зимина (2744 м) и Малая Удина (1945 м). Одним из наиболее активных действующих вулканов земного шара и крупнейшим в Евразии является Ключевская сопка. Действующими в настоящее время вулканами являются также Безымянный, Плоский Толбачик, Камень. Отмечена фумарольная деятельность на вулкане Ушковский (Рудич, 1974; Апродов, 1982). Район Ключевской группы вулканов находится в зоне активных вулканических пеплопадов (Соколов, 1973), оказывающих существенное влияние на процессы формирования почв и растительности.

Район наших исследований находится на 55°58′ с. ш. и 160°15′ в. д., на западном макросклоне вулкана Ушковский (Плоская Дальняя), на правом берегу р. Студеная, и представляет собой слабонаклоненную на запад вулканическую равнину Ключевской Дол площадью около 150 км², расположенную на высотах 1000—1400 м. Геоморфологически изученная территория представляет собой обширное лавовое плато, прорезанное глубокими каньонообразными долинами рек Студеная, Козыревская и ручьев Широкий, Бараний, Копыто, Крученый и др. На плато возвышаются крупные стратовулканы, щитовые вулканы, лавовые и шлаковые конусы. Конусы стратовулканов имеют относительную высоту от 500 до 3500 м, диаметр

---

[1] Здесь и далее дана высота над ур. м. (м).

основания — от 2.5 до 16 км. К щитовым вулканам относится гигантский (около 35 км в диам.) пьедестал вулканов Крестовский и Ушковский, их относительная высота превышает 1500 м. Шлаковые и лавовые конусы характеризуются высотой до 300—350 м и диаметром основания до 1.5 км и отличаются крутыми склонами, на которых развиваются солифлюкционные процессы (Мелекесцев и др., 1970). Рельеф Ключевской группы вулканов сформировался в основном под влиянием вулканизма. В настоящее время на территории района продолжается активное рельефообразование: идут вулканические извержения, эрозионные процессы, эоловое переотложение рыхлого материала.

Ключевская группа вулканов является крупнейшим центром современного оледенения на Камчатке. Здесь находится 32 ледника общей площадью 246.3 км^2 (Виноградов, 1975). Наиболее крупными являются кальдерно-долинные ледники (Бильченок, Богдановича, Эрмана, Шмидта), распространенные на склонах вулканов Ушковский и Камень. Протяженность ледниковых языков составляет от 8 до 14 км (Виноградов, 1975). В районе исследований современное оледенение представлено крупным ледником Богдановича, расположенным в верховьях р. Студеная. У южной оконечности ледника отмечены незадернованные конечные морены, формирование которых относится к середине XIX, середине и концу XX вв. (Виноградов, 1975; Вяткина и др., 2004). На высотах около 1000 м (на северных склонах) проходит нижняя граница сплошного распространения вечной мерзлоты (Sone et al., 2003).

По климатическому районированию Камчатки (Кондратюк, 1974) Ключевская группа вулканов относится к особому Восточному горно-вулканическому району Восточной горно-вулканической подобласти Камчатской климатической области. Климат района исследований характеризуется как умеренно-континентальный с холодной, относительно малоснежной зимой и теплым летом. Для западных склонов Ключевской группы вулканов характерны довольно низкие среднегодовые температуры (–3—–4° С на высотах около 1000 м). Средняя температура января здесь на 5—10° холоднее, чем на восточных склонах, и составляет –18—–22° С; средняя температура июля составляет от +11 до +12° С. Продолжительность вегетационного периода не превышает 50—60 дней. Заморозки иногда бывают в первой декаде июля и в последней декаде августа. (Научно-прикладной..., 2001). Западные склоны вулканов Ключевской группы отличаются значительно большей континентальностью климата и меньшим количеством осадков, чем восточные, так как, проходя над высокими вулканами, воздушные массы теряют влагу. Годовая сумма осадков здесь составляет около 350—450 мм на подгорных равнинах (Любимова, 1961), высота снежного покрова на вулканических плато варьирует от 0.7 до 1.0 м. На западных склонах Ключевской группы вулканов преобладают северные и южные ветры. Зимой нередки метели, а летом — пыльные бури, которые переносят большое количество легкого пирокластического материала — вулканического пепла и песка (Кондратюк, 1974; Виноградов, 1975). При ветрах, направленных перпендикулярно хребтам, на западных и восточных склонах образуются фёны (Кондратюк, 1974). Продолжительная суровая зима с низкими температурами воздуха, сильное прогревание и иссушение почвы в летние месяцы, а также короткий безморозный период и наличие вечной мерзлоты являются причинами слабого разложения растительного опада и замедленного биологического круговорота.

В районе исследований преобладают слоисто-пепловые вулканические погребенно-гумусовые почвы. Выпадение аэрального пирокластического материала (вулканического пепла, песка, пемзы, шлака и т. п.) постоянно наращивает мощность почвенного покрова и погребает гумусовые горизонты, что обусловливает

слоистую структуру почвенного профиля. По оценке И. А. Соколова (1973), интенсивность отложения пеплов в среднем составляет 3—4 см в год. В периоды сильных извержений мощность свежих пепловых отложений достигает 40—60 см. Вместе с пеплами в почву привносятся водорастворимые соединения железа, серы, фосфора, кальция, магния, калия и других химических элементов, которые значительно изменяют водно-физические и химические свойства почв. Органогенные горизонты характеризуются слабокислой реакцией и повышенной минерализацией, что связано с регулярным выпадением на поверхность почвы свежих вулканических пеплов. Вулканические почвы обладают высокой водопроницаемостью, хорошей аэрацией и малым запасом влаги (Соколов, 1973). По гранулометрическому составу они относятся к пескам и легким супесям.

Материалы и методы

Геоботанические исследования проводили на высотном профиле шириной около 0.5 км, заложенном в междуречье рек Студеная и Сухая Козыревская на высотах 980—1300 м, от верхней границы леса до пояса ивковых тундр. Длина профиля составила около 5 км. На профиле были описаны все сообщества, в том числе и с доминированием кобрезии. Всего было выполнено 14 геоботанических описаний кобрезиевников.

Описания сообществ выполнены на пробных площадях размерами 5 × 10, 10 × 10 м или в их естественных контурах. На пробной площади проводили детальный учет флористического состава фитоценоза по ярусам. Для каждого вида определяли проективное покрытие (в процентах), среднюю высоту, фенофазу и жизненность. При описании травяно-кустарничкового яруса оценивали его общее проективное покрытие, особенности сложения, сезонный аспект, вертикальную и горизонтальную структуру, высоту и сложение каждого подъяруса. Определение проективного покрытия производили глазомерно, для всей пробной площади в целом. При характеристике мохово-лишайникового яруса указывали его общее покрытие в процентах (отдельно для напочвенных и эпилитных видов), соотношение мхов и лишайников, их видовой состав, проективное покрытие каждого вида, характер произрастания (отдельными экземплярами или синузиями) и распределения для каждого вида. На пробных площадях закладывали почвенные разрезы и выполняли морфологические описания почв. Высоту над уровнем моря и географические координаты пробных площадей определяли с помощью персонального навигатора GPS.

Обработка описаний проведена табличным методом с выделением как доминирующих, так и дифференцирующих видов высокой константности. Номенклатура синтаксонов дана в соответствии с традициями эколого-фитоценотического направления русской геоботанической школы (Нешатаев, 2001). Номенклатура и объем видов, встреченных в районе исследований, приняты в соответствии с Каталогом флоры Камчатки (Якубов, Чернягина, 2004), остальных видов сосудистых растений — по С. К. Черепанову (1995). Номенклатура мохообразных приведена по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (1992), лишайников — по Santesson (1993).

Результаты и обсуждение

В результате табличной обработки и последующего синтаксономического анализа сообщества с доминированием кобрезии мышехвостниковой отнесены нами к формации Kobresieta myosuroides (Cobresieta bellardii), описанной Б. А. Быко-

вым (1962). Изученные нами кобрезиевники отнесены к 2 ассоциациям, выделенным впервые. Конкретные описания кобрезиевых сообществ Ключевского Дола приведены в таблице.

1. Асс. Kobresietum myosuroides saussureosum pseudo-tilesii ass. nov. — Кобрезиевник соссюреевый

Синморфология. Сообщества ассоциации представляют собой разнотравно-кобрезиевые луговины, высота травостоя — 20—25 см. Общее проектное покрытие травяного яруса — 40—50 %. В первом подъярусе (25 см) доминирует *Kobresia myosuroides* (20 %), создающая золотисто-желтый аспект. На фоне кобрезии выделяются пятна *Saussurea pseudo-tilesii* и злаков: *Festuca altaica*, *Agrostis kudoi*, *Bromopsis pumpelliana*, *Calamagrostis sesquiflora*. Второй подъярус (15 см) образуют *Pulsatilla nuttalliana*, *Anemone narcissflora* subsp. *sibirica*, *Oxytropis ochotensis*, *Carex rupestris*, *Geranium erianthum*, *Artemisia arctica*, *Hedysarum hedysaroides* и простратные ивы: *Salix sphenophylla*, *S. pulchra*, изредка *S. chamissonis*. Отмечены также *Sanguisorba officinalis*, *Castilleja pallida*, *Artemisia furcata*, *Bistorta vivipara*, *B. plumosa*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Erigeron thunbergii*, *Allium strictum*, *Thalictrum alpinum* и др. Сообщества ассоциации отличаются высоким видовым богатством сосудистых растений, которое составляет около 40 видов на пробную площадь. Отмечены редкие и охраняемые виды: эдельвейс камчатский (*Leontopodium kamtschaticum*), ломатогониум каринтийский (*Lomatogonium carinthiacum*), включенные в Красную книгу Камчатской обл. (Якубов, Чернягина, 2004). Мохово-лишайниковый ярус (20—25 %) характеризуется преобладанием листостебельных мхов. Доминирует *Rhytidium rugosum* (до 20 %), с высоким покрытием встречается *Abietinella abietina*. Местами обильны *Dicranum spadiceum* и *Sanionia uncinata*. Во всех сообществах ассоциации произрастает *Entodon concinnus*, впервые выявленный на территории Камчатки. Обычны *Dicranum elongatum*, *Syntrichia ruralis*, *Ceratodon purpureus*. В 2 сообществах ассоциации зарегистрировали новый для п-ова Камчатка вид *Didymodon asperilifolius*, иногда дающий покрытие до 1 %. Общее покрытие лишайников составляет 1—3 %, лишь в одном случае достигая 10 %. Преобладают кустистые лишайники рода *Cladonia*: *C. arbuscula* s. l. (включая *C. mitis*), *C. rangiferina*, константны также *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*, *C. laevigata*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*, *Peltigera rufescens*, *Cladonia gracilis*, *C. amaurocraea*, *C. macroceras*.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на склонах шлаковых конусов, эрозионных воронок и бортах долин горных ручьев, на высотах 1000—1200 м. Приурочены к склонам юго-западной, южной и юго-восточной экспозиции крутизной 15—25°. Почвы — сухие, грубогумусные, вулканические слоисто-пепловые, супесчаные. Многолетняя мерзлота в конце лета (август) сохраняется на глубине 85—140 см. Микрорельеф ступенчатый. Отмечены солифлюкционные явления (сползание участков грунта под воздействием термокарста).

2. Асс. Kobresietum myosuroides cladinosum ass. nov. — Кобрезиевник лишайниковый

Синморфология. Характерной особенностью сообществ ассоциации является наличие развитого лишайникового яруса (покрытие до 80 %). В травяном ярусе (покрытие 25—35 %), доминирует кобрезия (20—25 %), с высокой константностью (IV класс) встречаются: *Carex rupestris*, *Anemone narcissflora* subsp. *sibirica*,

Геоботаническая характеристика кобрезиевых сообществ в районе Ключевской группы вулканов (Камчатка)

Ассоциация	Kobresietum saussureosum (A)									Kobresietum cladinosum (Б)					Константность (С)	
Номер описания (авторский)	236	259	252	213	211	81	900	902	Сред.	1	341	3	346	Сред.		
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8		9	10	11	12		А	Б
Высота над ур. м. (м)	1180	987	994	1033	1040	1042	1072	1102	1047	1170	1245	1290	1325	1258		
Экспозиция склона	Ю	Ю	Ю	ЮВ	ЮВ	СВ	Ю	Ю	—	Ю	ЮВ	Ю	ЮВ	—		
Крутизна склона, град.	25	20	15	20	25	10	25	30	20	20	25	25	25	24		
Размер пробной площади, м^2	100	100	100	100	100	50	100	50	90	1.0	3.0	2.5	1.0	2.0		
Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие, %	**40**	**45**	**50**	**45**	**40**	**60**	**60**	**55**	**46.6**	**35**	**30**	**30**	**25**	**30**		
Kobresia myosuroides	**20**	**25**	**20**	**20**	**20**	**20**	**25**	**30**	**21.0**	**25**	**20**	**25**	**20**	**22.5**	V	V
Saussurea pseudo-tilesii	**10**	**5**	3	3	**10**	**10**	2	3	**7.0**	3	+			0.8	V	III
Salix sphenophylla	3	4	**7**	**5**	**10**	**10**	**5**	1	**6.4**			5	5	2.5	V	III
Pulsatilla nuttalliana	**5**	3	3	**5**	**7**	1	5	1	**4.3**	**5**				1.3	V	II
Anemone narcissiflora ssp. *sibirica*	2	2	3	1	++	1	+	+	1.7	+	1	1		0.6	V	IV
Carex rupestris	2	2	++	1	+	3	+	+	1.2	+	+	+		0.2	V	IV
Bistorta vivipara	+	1	+	++	+	+	1	++	0.5	+	+	+		0.2	V	IV
Erigeron thunbergii	+	+	+	+	+	++	+		0.3	1	1	2		1.0	V	IV
Artemisia furcata	+	+	+	+	+	++	1	1	0.3		1	1	+	0.6	V	IV
Agrostis kudoi	+	+	+	+	+	+	+	+	0.3		+	+	+	0.2	V	IV
Oxytropis ochotensis	3	+	+	2	1	1	1	**5**	1.8	2	1			0.8	V	III
Carex koraginensis	+	+	+	+	+	+	+	+	0.3			+	+	0.1	V	III
Thalictrum alpinum	+	+	1	3	3	1	1	1	1.6		3			0.8	V	II
Androsace capitata	+	**5**	1		++	+	1	1	1.4	+	1			0.3	IV	III
Bromopsis pumpelliana	+	+	+	+	++		+		0.4	1				0.3	IV	II
Lloydia serotina		+	+	++	+				0.3		+		+	0.1	III	III
Castilleia pallida	+	+		+	+	+	+		0.2		+	+		0.1	IV	III
Hierochloë alpina		+	+	+	+	1			0.2				1	0.3	IV	II
Potentilla vulcanicola	+	+	+		+		+	+	0.2	++				0.2	IV	II

Продолжение таблицы

Ассоциация	Kobresietum saussureosum (А)									Kobresietum cladinosum (Б)					Константность (С)	
Номер описания (авторский)	236	259	252	213	211	81	900	902	Сред.	1	341	3	346	Сред.		
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8		9	10	11	12		А	Б
Высота над ур. м. (м)	1180	987	994	1033	1040	1042	1072	1102	1047	1170	1245	1290	1325	1258		
Экспозиция склона	Ю	Ю	Ю	ЮВ	ЮВ	СВ	Ю	Ю	–	Ю	ЮВ	Ю	ЮВ	–		
Крутизна склона, град.	25	20	15	20	25	10	25	30	20	20	25	25	25	24°		
Размер пробной площади, м^2	100	100	100	100	100	50	100	50	90	1.0	3.0	2.5	1.0	2.0		
Tofieldia coccinea		+	+	+	+	++	++		0.2		+			0.1	IV	II
Vaccinium uliginosum			3		+	**5**	1	1	1.3		3	1		1.0	IV	III
Pedicularis lanata		+		+	+	1	+	+	0.2			+		0.1	III	II
Festuca altaica	2	3	**5**	3	++	**5**	++		**3.0**						V	
Sanguisorba officinalis	1	3	1	+	++	+	+	1	1.2						V	
Parnassia palustris	+	1	+	++	++	1	++	+	0.6						V	
Pedicularis verticillata	+	+	+	+	+		+	+	0.3						V	
Equisetum arvense	+		+	+	2	+	+	+	0.6						IV	
Hedysarum hedysaroides	2	+	+		+	2	+	+	0.6						IV	
Festuca brevissima	+	1	+		+		++	+	0.4						IV	
Aconogonon tripterocarpum	+	+	+		+	1			0.2						IV	
Allium strictum	+	+	+		+	++	+		0.2						IV	
Crepis chrysantha		+	+	+	+				0.2						III	
Lomatogonium carinthiacum	+	+	+		+		1	+	0.4						IV	
Primula farinosa	+	+	+		+	+	1	++	0.5						IV	
Senecio tundricola	+	+		+	+		+	+	0.2						IV	
Silene repens	+	+	+		+	++	+	+	0.2						IV	
Betula exilis			3	**5**	++	**5**	+		1.8						IV	
Leontopodium kamtschaticum		+	+	++			3	7	1.5						IV	
Trisetum spicatum subsp. *molle*				+	+	1	+	+	0.1						IV	
Armeria maritima	+		+		+				0.2						III	

Bistorta plumosa	+			+	+	1			0.2						III	
Calamagrostis sesquiflora	+	+	+						0.2						III	
Luzula multiflora			+	+	+		+	+	0.2						III	
Senecio resedifolius		+		+	+		+		0.2						III	
Oxytropis pumilio											1	4	1	1.5		IV
Loiseleuria procumbens							R		0.01		3	2		1.3	I	III
Diapensia obovata											2		+	0.6		III
Empetrum nigrum	+				+	++	+		0.1	1				0.3	II	II
Poa malacantha				+	+	+	++	+	0.1				+	0.1	II	II
Salix pulchra	2				++	1	+		0.6						III	
Campanula lasiocarpa				+	+	+			0.1						II	
Festuca rubra	+	+						++	0.1						II	
Galium boreale		+	+						0.1						II	
Pedicularis oederi			+		+	+		+	0.1						III	
Potentilla fruticosa		+			+				0.1						II	
Valeriana capitata	+			+		+			0.1						II	
Larix cajanderi (высота 0.5—1 м)					1	+			0.2						I	
Rhodiola rosea			+		+		+		0.1						II	
Minuartia arctica					+		+		0.1				+	0.05	I	I
Pyrola rotundifolia	R					1			0.05						I	
Vaccinium vitis-idaea var. *minus*					+	2			0.1						I	
Мохово-лишайниковый ярус	**30**	**20**	**35**	**20**	**10**	**80**	**45**	**10**	**25**	**80**	**30**	**35**	**45**	**45**	**V**	**V**
Мхи, покрытие, %	**25**	**15**	**15**	**10**	**8**	**70**	**25**	**5**	**25**	+	**2**	**1**	**4**	**2**	**V**	**V**
Rhytidium rugosum	**20**	**5**	**5**	**10**		**35**	**10**	1	**12.5**						IV	
Abietinella abietina	+	**5**	**5**	+	**5**	**20**	**5**		**6.0**						V	
Sanionia uncinata	++	2	1	+	+	+	1		0.9						V	
Ceratodon purpureus	+	+	+	+	1	+	1	1	0.4				+	0.1	V	II
Syntrichia ruralis	+	+	+	+	+	+	++	1	0.3				+	0.1	V	II
Bryum sp.	+	+		+	+		++	+	0.2				+	0.1	IV	II
Entodon concinnus	+	+	+	+		+	++	+	0.2						IV	

Продолжение таблицы

Ассоциация	Kobresietum saussureosum (А)									Kobresietum cladinosum (Б)					Констант-ность (С)	
Номер описания (авторский)	236	259	252	213	211	81	900	902	Сред.	1	341	3	346	Сред.		
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8		9	10	11	12		А	Б
Высота над ур. м. (м)	1180	987	994	1033	1040	1042	1072	1102	1047	1170	1245	1290	1325	1258		
Экспозиция склона	Ю	Ю	Ю	ЮВ	ЮВ	СВ	Ю	Ю	–	Ю	ЮВ	Ю	ЮВ	–		
Крутизна склона, град.	25	20	15	20	25	10	25	30	20	20	25	25	25	24°		
Размер пробной площади, м^2	100	100	100	100	100	50	100	50	90	1.0	3.0	2.5	1.0	2.0		
Racomitrium lanuginosum			+	+		+	1	1	0.1		1	1	1	0.8	II	IV
Polytrichum juniperinum	+		+			+	+		0.1	+	+		2	0.6	II	IV
Dicranum spadiceum	+	3					1		0.7						II	
Didymodon asperifolius	+	++							0.2						II	
Racomitrium canescens	++		+				++		0.2						II	
Campylium chrysophyllum	+	+							0.1						II	
Dicranum elongatum			+	+					0.1						II	
Pogonatum urnigerum			+		+	R			0.1						II	
Ptilidium ciliare			+	+		+			0.1						II	
Aulacomnium turgidum	+					+			0.1		+			0.1	I	II
Barbilophozia barbata	+					+			0.1						I	
Pohlia nutans	+					+			0.1						I	
Polytrichastrum alpinum	+					+			0.1						I	
Thuidium philibertii				+		+			0.1						I	
Dicranum fuscescens						**15**	**5**		2.5						I	
Лишайники, покрытие, %	**5**	**5**	**15**	**5**	**1**	**10**	**20**	**5**	**7**	**80**	**30**	**35**	**40**	**45**	**V**	**V**
Peltigera rufescens	+	+	1				1		0.3						III	
P. scabrosa							3	3	0.7						II	
Stereocaulon paschale			+	+	+		1		0.2						III	

Cladonia macroceras		+	+	+			+		0.2						III	
Cladina arbuscula s. l.	1	2	**10**	2		1	3	1	**2.7**	**60**	**5**	**20**	2	**21.8**	IV	V
Cetraria cucullata	1	+	1			2	1	1	0.5	**5**	**6**	1	**20**	**8.0**	III	V
Thamnolia vermicularis	+	+	+	+	+	2	2	+	0.3	1	**6**	3	**6**	**4.0**	V	V
Stereocaulon alpinum	++		+	+	+	+	1		0.3	**10**	+	3	**5**	**4.6**	IV	V
Cladonia uncialis	++	+	2	1	+	+	1	++	0.9	+	**5**	2		1.8	V	IV
Cetraria ericetorum s. l.		+	+	+			1	++	0.2	+	1	+	1	0.6	III	V
Cladina rangiferina		+	3	1			1	++	0.9	1	+	+		0.4	III	IV
Cladonia amaurocraea		+	+	+	+		++		0.2	+	+			0.1	IV	III
C. gracilis		+	+	+			1		0.2		+	+		0.1	III	III
Cetraria nivalis			+			1	1	+	0.1	2	2	2	**5**	**2.8**	I	V
Bryocaulon divergens											+	+	+	0.2		IV
Alectoria nigricans											+	+		0.1	I	III
Cladonia chlorophaea		+					+	+	0.1						II	
Peltigera didactyla	+								0.1						I	
P. aphtosa		+				1			0.1						I	

Примечание. R — проективное покрытие менее 0.1 %, + — от 0.1 до 0.5 %, ++ — от 0.6 до 1 %. С — встречаемость видов (в баллах). Сред. — среднее покрытие (%). На пробных площадях также отмечены (указаны номер описания и покрытие вида): *Cirriphyllum cirrhosum* (236 — R), *Botrychium lunaria* (236 — R), *Geranium erianthum* (236 — 3), *Artemisia arctica* (236 — 2), *Shistidium* sp. (236 — +), *Salix chamissonis* (236 — +; 902 — +), *S. arctica* (900 — +), *Peltigera leucophlebia* (236 — +; 902 — 1), *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* (236 — +), *Cladonia pyxydata* (236 — +; 902 — +), *Cetraria islandica* (236 — +; 902 — +), *Brachythecium reflexum* (236 — +), *B.* cf. *albicans* (236 — +), *Pleurozium schreberi* (252 — +), *Gentiana algida* (252 — +), *Campylopus subulatus* (252 — +), *Viola sacchalinensis* (213 — ++), *V. avatschensis* (902 — +), *Dianthus repens* (211 — R; 900 — R), *Cardaminopsis lyrata* (211 — R), *Saxifraga purpurascens* (211 — +; 900 — +), *S. funstonii* (900 — +), *Myurella julacea* (211 — +), *Encalypta rhaptocarpa* (211 — +), *Bryum argentum* (211 — +), *Ledum decumbens* (81 — R), *Peltigera malacea* (81 — 1), *Mertensia pubescens* (81 — +; 902 — +), *Cladonia* sp. (81 — +), *C. uliginosa* (252 — +; 3 — +), *C. fimbriata* (343 — +), *C. coccifera* (902 — +), *C. borealis* (3 — +), *Saussurea kamtschatica* (343 — +), *Bryanthus gmelinii* (1 — +), *Lobaria linita* (341 — 1), *Stellaria eschscholtziana* (3 — +; 900 — +; 902 — +), *Cetraria nigricans* (3 — +), *C. aculiata* (3 — +), *Asachinea chrysantha* (3 — +), *Silene acaulis* (346 — +), *Oxytropis kamtschatica* (900 — 1), *Dryas punctata* (900 — +), *Aster sibiricus* (900 — +; 902 — 2), *Acetosa lapponica* (900 — +; 902 — +), *Deschampsia borealis* (900 — 1; 902 — 1).

Agrostis kudoi, *Artemisia furcata*, *Erigeron thunbergii*. Отмечены также *Salix sphenophylla*, *Saussurea pseudotilesii*, *Oxytropis ochotensis*, *Carex koraginensis*, *Androsace capitata*, *Lloydia serotina*, *Castilleja pallida*, *Vaccinium uliginosum* и др. Характерно постоянное присутствие горно-тундровых видов *Oxytropis pumilio*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia obovata*, которые не встречаются в сообществах разнотравных кобрезиевников. Общее покрытие мохово-лишайникового яруса 40—80 %. Доминируют кустистые лишайники *Cladonia arbuscula* s.l., *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *Cladonia uncialis*. Проективное покрытие мхов незначительно (1—4 %). С высокой константностью (IV) встречаются *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum juniperinum*, отмечены также *Ceratodon purpureus*, *Aulacomnium turgidum*, *Syntrichia ruralis* (см. таблицу).

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на сухих щебнистых склонах лавовых останцов на высотах 1200—1350 м. Приурочены к склонам южных экспозиций крутизной 20—25°. Почвы — сухие грубогумусные вулканические слоисто пепловые.

Для всех изученных сообществ формации Kobresieta myosuroides характерны следующие особенности: фитоценозы занимают наиболее прогреваемые, хорошо дренируемые склоны крутизной 20—25°, как правило, южных экспозиций; почвы под кобрезиевыми сообществами — вулканические слоисто-пепловые, супесчаные, с залеганием вечной мерзлоты на глубине более 85 см. Кобрезиевники имеют своеобразный флористический состав и структуру, отличающие их как от степных, так и от луговых сообществ. В их составе, кроме *Kobresia myosuroides* (покрытие 15—25 %), образующей первый подъярус, участвуют также травянистые многолетники мезоморфной структуры, образующие второй подъярус мелкого разнотравья. С константностью V класса (встречаемость свыше 80 %) в сообществах встречается 6 видов сосудистых растений (*Agrostis kudoi*, *Anemone narcissflora* subsp. *sibirica*, *Artemisia furcata*, *Bistorta vivipara*, *Carex rupestris*, *Erigeron thunbergii*) и 3 вида лишайников: *Cladonia arbuscula* (включая *C. mitis*), *Cladonia uncialis*, *Thamnolia vermicularis*.

Распространение кобрезиевников и вопросы их классификации

Кобрезиевые сообщества встречаются в горах Евразии и Северной Америки. Сообщества с высоким обилием *Kobresia myosuroides* впервые описаны в Альпах под названием асс. Elynetum alpinum (Brockman-Jerosch, 1907; Braun, 1913). В Северной Скандинавии ассоциации с обильной *Kobresia myosuroides* детально охарактеризовал R. Nordhagen (1928, 1936, 1955). В своих работах он дает обзор «травянистых пустошей» (grass heaths), распространенных на нейтральных почвах, подстилаемых известняками, и выделяет их в особый союз Elynion bellardii Nordh. 1936. Позже он предложил для этого союза название Kobresieto-Dryadion Nordh. 1943, подчеркивая, что в составе союза значительную роль играют сообщества с *Dryas octopetala* (Nordhagen, 1943). Кобрезиевые сообщества Гренландии охарактеризованы T. Böcher (1954, 1963). Сообщества союза Kobresieto-Dryadion Nordh. 1943, распространенные на Аляске, описаны O. Gjaerevoll (1954). E. Dahl (1987) выделяет в альпийском поясе гор Южной Скандинавии в составе этого союза асс. Carici rupestris-Kobresietum myosuroidis Dahl 1987 nom. nov., рассматривая ее как скандинавский вариант Kobresietum myosuroidis Nordh. 1943. Впоследствии K. Dierßen (1992, 1996) свел этот союз в синонимы союза Caricion nardinae Nordh. 1935.

В 1974 г. японским геоботаником T. Ohba выделен самостоятельный класс Carici rupestris-Kobresietea bellardii Ohba 1974. Характерными видами класса являются: *Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*, *C. atrata*, *Dryas octopetala* agg., *Lloydia serotina*, *Minuartia verna*, *Potentilla nivea*, *P. crantzii*, *Gentiana tenella*, *G. nivalis*, *Astragalus alpinus*, *Pedicularis oederi*, *Erigeron uniflorus*, *Oxytropis campestris* (Dierßen, 1992). В составе класса выделены два порядка: Kobresio-Dryadetalia (Br.-Bl.1948) Ohba 1974, включающий хионофобные зональные арктические и аркто-высокогорные сообщества Северной Евразии, Исландии, Гренландии, Шпицбергена, и Oxytropido-Elynetalia Oberd. 1957, включающий сообщества, распространенные в горах Южной Европы (Альпы, Пиренеи, Карпаты).

Впоследствии K. Dierßen (1992) свел европейские ассоциации кобрезиевников в синонимы и предложил для них новое название асс. Campanulo unifloro-Elynetum (Nordh. 1928) Dierßen 1992. Согласно K. Dierßen (1992, 1996), данная ассоциация распространена на хионофобных альпийских местообитаниях, на щебнистых почвах, обогащенных карбонатными породами. С константностью более 40 % в сообществах этой ассоциации встречаются: *Kobresia myosuroides*, *Festuca ovina*, *Saxifraga oppositifolia*, *Astragalus alpinus*, *Salix reticulata*, *Bistorta vivipara*, *Vaccinium uliginosum*, *Cerastium alpinium*, *Carex rupestris*, *Tofieldia pusilla*, *Campanula uniflora*, *Oxytropus lapponica*, *Silene acaulis*, *Dryas octopetala*, *Polytrichum juniperinum*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Cetraria nivalis*, *Cladonia pyxidata*, *Ochrolechia frigida*, *Cetraria cucullata*, *Cladonia gracilis*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria ochroleuca*.

Другую ассоциацию, Thymo (arctici)-Kobresietum Ohba 1974, характеризующуюся высоким обилием *Kobresia myosuroides*, T. Ohba (1974) описал в горах Северной Японии. K. Dierßen (1992), считая асс. Thymo (arctici)-Kobresietum Ohba 1974 невалидной, рассматривает ее как синоним асс. Rhacomitrio-Thalictretum alpini Gunnlaugsdottir 1985, описанной из Исландии E. Gunnlaudsdottir (1985). Эта ассоциация характеризуется участием арктоальпийских видов. В ее сообществах с константностью более 40 % встречаются: *Kobresia myosuroides*, *Bistorta vivipara*, *Galium boreale*, *G. normanii*, *Carex bigelowii*, *Thalictrum alpinum*, *Juncus trifidus*, *Selaginella selaginoides*, *Equisetum variegatum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare*, *Sanionia ortothecioides*, *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria islandica*, *Cladonia gracilis*.

В системе эколого-фитоценотической классификации растительности формация Cobresieta bellardii была выделена Б. А. Быковым (1962). Он привел 8 известных на тот период ассоциаций, описанных на Кавказе (Колаковский, 1937, 1940), в Бурят-Монголии (Сергиевская, 1951) и на Тарбагатае (Степанова, 1962). Б. А. Быков (1962) отмечал в составе сообществ формации следующие виды: *Ptilagrostis mongholica*, *Festuca airoides*, *F. altaica*, *F. ruprechti*, *F. kryloviana*, *Carex meinshauseniana*, *C. sempervirens*, *Bistorta vivipara*, *Dryas octopetala*, *Thalictrum alpinum*, *Schulzia crinita*, а также зеленые мхи *Tomenthypnum nitens*, *Rhytidium rugosum*, *Syntrichia ruralis*.

К. В. Станюкович (1973) приводит краткое описание сообществ формации Cobresieta bellardii, встречающихся на Нарымском хр. (Алтай), в которых обильны *Artemisia rupestris*, *Potentilla gelida*, *Poa alpina*. Эти сообщества распространены в эукриофитном поясе низкотравных лугов, кобрезиевников и лишайниковых тундр. В составе растительности эукриофитного пояса Алтая К. В. Станюкович (1973) выделяет особый тип кобрезиевых лугов с *Kobresia myosuroides*, *Festuca altaica*, *F. airoides*, *Carex capillaris*, *C. sabynensis*, *Bistorta major*, *B. vivipara*, *Thalictrum alpinum*, *Minuartia verna*, *Papaver nudicaule*, *Ptilagrostis mongolica*, *Aster alpinus*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *Cladonia stellaris*. На Баргузинском хр., в ис-

токах р. Сосновки, на высотах 2400—2500 м К. В. Станюкович (1973) отмечает низкотравные альпийские луга с преобладанием *Kobresia myosuroides*, *Helictotrichon mongolicum*, *Smelovskia alba*, *Trisetum spicatum*, *Astragalus gorczakovii*, *Anemonastrum sibiricum*.

К. А. Соболевская (1950) описывает субальпийские луга с *Kobresia myosuroides* в Майгун-Тангинском р-не Тувы, встречающиеся в поясе кустарниковых степей (1700—2500 м), чередующиеся с зарослями *Betula rotundifolia*. В сообществах кобрезиевых лугов она отмечает *Schulzia crinita*, *Antennaria dioica*, *Bromopsis pumpelliana*, *Bupleurum multinerve*, *Pulsatilla campanella*.

В Тарбагатае, на высотах 2300—2400 м К. В. Станюкович (1973) выделяет эукриофитный пояс низкотравных лугов и лугостепей, в котором преобладают кобрезиевники с *Kobresia myosuroides*, *K. smirnovii* и *K. schoenoides*. Им выделены следующие ассоциации: кобрезиевники чистые, моховые, ивовые, разнотравные, типчаковые. Е. Ф. Степанова (1962) в этом же поясе в сообществах с преобладанием *Kobresia myosuroides* указывает *Helictotrichon hookeri*, *Poa alpina*, *Phleum alpinum*, *Bistorta elliptica*, *Minuartia biflora*, *Schulzia crinita*, *Aster alpinus*, *Papaver croceum* и др.

На Тянь-Шане К. В. Станюкович (1973) выделяет пояс эукриофитных низкотравных лугов (на высотах от 2800 м и выше). Согласно Н. И. Рубцову (1955), этот пояс образован здесь кобрезиевыми пустошами, пустошными лугами и альпийскими приснежными лужайками. В Лепсинском подрайоне Тянь-Шаня в составе кобрезиевников довольно обычны ксерофиты *Ptilagrostis mongholica* и *Stipa regeliana*.

Криоксерофитные сообщества с участием кобрезии мышехвостниковой отмечены Л. Т. Козицкой и В. Ю. Разживиным (1985) на северо-западе Чукотского п-ова. Е. Ю. Слинченкова (1982) описала в среднем течении р. Амгуэмы (Чукотский п-ов) кобрезиевые сообщества с доминированием *Kobresia myosuroides*, высоким обилием осоки *Carex rupestris*, овсяницы *Fectuca auriculata* × *F. lenesis* и лишайников (*Alectoria ochroleuca*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. nivalis*, *C. andrejevii*, *Hypogymnia subobscura*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Parmelia omphalodes*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnolia vermicularis*), покрытие которых достигает 30 %.

Таким образом, анализ литературы показал, что камчатские кобрезиевники по видовому составу и структуре существенно отличаются от других сообществ с преобладанием *Kobresia myosuroides*, описанных в литературе, что подтверждает обоснованность выделения на Камчатке 2 новых ассоциаций. Флористически наиболее сходны с кобрезиевниками Центральной Камчатки чукотские сообщества с доминированием *Kobresia myosuroides*, в составе которых имеются некоторые общие виды: *Carex rupestris*, *Artemisia furcata*, *Agrostis kudoi*, *Hierochloё alpina*, *Silene repens* и др.

Положение формации в системе высших синтаксонов

Среди геоботаников, изучавших кобрезиевники на территории России и сопредельных государств, не существует единого мнения о том, какое место должны занимать кобрезиевые формации в системе высших единиц эколого-фитоценотической классификации.

Одни авторы относят *Kobresia myosuroides* к криомезофитам или криофитам и рассматривают кобрезиевники в составе лугового типа растительности как подтип пустошные луга (Шенников, 1938, 1941; Еленевский, 1940; Афанасьев, 1956; Ра-

ботнов, 1974), криофитные луга (Толмачев, 1948; Банникова, 1978, 1983), низкотравные луга (Юнатов, 1950) либо альпийские или субальпийские луга (Соболевская, 1950; Степанова, 1962; Станюкович, 1973). К. В. Станюкович (1973) отмечает, что кобрезиевники Восточной Сибири и Прибайкалья относятся к особому типу эукриофитных низкотравных альпийских лугов, являющихся отголоском среднеазиатских высокогорных луговых сообществ. В. Д. Александрова (1977) относит кобрезиевые сообщества, распространенные в субарктических и арктических районах Гренландии, на о-ве Врангеля и др., к подтипу криоксеромезофитных луговин типа растительности гекистотермных тундровых луговин.

Другие авторы относят кобрезию мышехвостниковую к психромезоксерофитам (Быков, 1962) или криоксерофитам (Юрцев, 1981). М. Г. Попов (1940) называет их «кобрезиевыми степями» или «луговыми степями». Б. А. Быков (1962) относит формацию Cobresieta bellardii к психроксерофильному подтипу (Steppa frigidicca) степного типа растительности (Steppoherbosa). Согласно Б. А. Юрцеву (1981), травянистые криоксерофильные сообщества с доминированием гемикриоксерофитов и криоксерофитов (*Kobresia myosuroides* и *Carex rupestris*) можно считать близкими к сообществам криофильных (пустошных) степей в смысле Е. В. Лавренко (1940).

Рассматривают кобрезиевые сообщества и в составе тундрового типа растительности. Е. П. Коровин и Е. Е. Короткова (1945) относили кобрезиевники к типу растительности горных тундр. Ряд исследователей (Куминова, 1960; Огуреева, 1980; Седельников, 1988) рассматривает кобрезиевники в составе травянистых тундр. В. П. Седельников (1988) отмечает, что пестрота экологических и географических групп видов, входящих в состав кобрезиевых сообществ высокогорий Южной Сибири, свидетельствует о филоценогенетической молодости кобрезиевников. Он полагает, что их флора сформировалась на основе видов различных флористических комплексов, которые смогли приспособиться к суровым условиям существования на сезонно-мерзлых почвах, возникшим во время плейстоценовых оледенений.

Как самостоятельный тип растительности рассматривает кобрезиевники Н. И. Рубцов (1955), который впервые выделил на Тянь-Шане особый тип растительности кобрезиевников и обосновал его эколого-биоморфологическую обособленность, указывая, что «ценозообразователями здесь являются многолетние травянистые криоксерофиты рода *Cobresia*» (Рубцов, 1955 : 125).

Б. А. Юрцев (1981) отмечал, что сообщества криоксеромезофильных трав широко распространены в высокогорных и горно-арктических ландшафтах Евразии и Северной Америки, и предлагал выделять их в самостоятельный криоксерофитный и криомезоксерофитный травянистый тип растительности. К этому типу он также относил криоксеромезофитные луговины в смысле В. Д. Александровой (1977, 1979). Он отмечал, что флористическое и фитоценотическое сходство сообществ травянистых криоксерофитов с горно-степной растительностью свидетельствует о наличии древних филогенетических связей между ними (Юрцев, 1974, 1978, 1981).

Е. А. Волкова (1994) также считает целесообразным выделение кобрезиевых сообществ в особый тип травяной криоксерофитной и криомезоксерофитной растительности. В высокогорьях Монгольского и Гобийского Алтая она выделяет высотный пояс криоксерофитнотравяной растительности, включающий 2 подпояса: верхний — умеренно влажных кобрезиевников и осочников и нижний — остепненных кобрезиевников и осочников (Волкова, 1994).

Мы разделяем мнение Н. И. Рубцова (1955, 1966), Б. А. Юрцева (1981) и Е. А. Волковой (1994) о целесообразности выделения кобрезиевников в качест-

ве самостоятельного типа растительности. Принимая концепцию типа растительности И. Х. Блюменталя (1990), мы предлагаем относить кобрезиевники к особому типу растительности травянистых многолетних арктовысокогорных гемиксерофитов, криоксерофитов и криомезоксерофитов. В соответствии с правилами эколого-фитоценотической номенклатуры мы предлагаем для этого типа растительности название Kobresietion, считая формацию Cobresieta bellardii (Быков, 1962) его номенклатурным типом.

Из анализа геоботанической литературы следует, что в пределах типа растительности травянистых многолетних аркто-высокогорных гемиксерофитов возможно выделение 2 подтипов: *подтипа растительности умеренно влажных травянистых многолетних криомезоксерофитов*, близкого по объему к подтипу криофитных пустошных лугов (Prata frigidisicca) А. П. Шенникова (1941), и *подтипа растительности травянистых многолетних криоксерофитов*, близкого по объему к подтипу растительности психроксерофильных степей (Steppa frigidicca) Б. А. Быкова (1962). Камчатские ассоциации кобрезиевников относятся к первому подтипу.

Заключение

Таким образом, в высокогорьях Центральной Камчатки встречаются сообщества кобрезиевников формации Kobresieta myosuroides. Основными ценозообразователями в этих сообществах являются дернообразующие травянистые многолетники семейства осоковых (*Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*). Значительную роль в формировании травяного яруса играют виды ксеромезофильного двудольного разнотравья (*Saussurea pseudo-tilesii*, *Pulsatilla nuttalliana*, *Anemone narcissiflora* subsp. *sibirica*), злаков (*Agrostis kudoi*, *Bromopsis pumpelliana*, *Hierochloë alpina*, *Festuca altaica*) и бобовых (*Hedysarum hedysaroides*, *Oxytropis ochotensis*, *O. pumilio*, *O. kamtschatica*). В сообществе также участвуют виды простратных кустарников (*S. pulchra* subsp. *parallelinervis*) и кустарничков (*Salix sphenophylla*, *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Loiseleuria procumbens*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*), а также полукустарничков из рода *Artemisia* (*A. furcata*, *A. arctica*). Мохово-лишайниковый ярус образован листостебельными мхами *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*, *Ceratodon purpureus*, *Sanionia uncinata*, *Entodon concinnus* и др. и кустистыми лишайниками *Cladonia arbuscula* s. l., *Cetraria cucullata*, *Stereocaulon alpinum*, *Cladonia uncialis*, *Thamnolia vermicularis* и др.

В составе сообществ формации Kobresieta myosuroides Центральной Камчатки мы выделяем 2 ассоциации. Ксеромезофитные сообщества разнотравных кобрезиевников (асс. Kobresietum myosuroides saussureosum pseudo-tilesii) приурочены к склонам шлаковых конусов, перекрытым рыхлыми песчано-пепловыми вулканическими отложениями, встречаются на высотах 1000—1200 м в местообитаниях с относительно меньшей длительностью периода летнего иссушения, чем сообщества лишайниковых кобрезиевников (асс. Kobresietum myosuroides cladinosum). Лишайниковые кобрезиевники приурочены к щебнистым почвам лавовых останцов и встречаются на высотах 1200—1400 м. Располагаясь на обдуваемых склонах, слабо укрытых зимой снежным покровом, кобрезиевники являются излюбленными зимними пастбищами снежного барана (*Ovis nivicola nivicola* Eschscholtz).

Камчатские сообщества кобрезиевников отнесены нами к особому типу растительности травянистых многолетних аркто-высокогорных гемиксерофитов,

криоксерофитов, и криомезоксерофитов (**Kobresietion**). Б. А. Юрцев (1976, 1981) указывал, что сообщества, относящиеся к этому типу растительности, являются плейстоценовыми реликтами. Он отмечал, что в плейстоцене имели место криоксеротические климатические фазы, во время которых сообщества травянистых криоксерофитов и криомезоксерофитов усиливали свои позиции. В некоторых ландшафтах они могли входить в число господствующих типов растительности. В современном растительном покрове Северо-Восточной Азии сохранились реликты позднеплейстоценовой ксерофитной растительности, которые встречаются в районах северо-восточной Якутии (Шелудякова, 1938, 1957), бассейнах Колымы, Анадыря, на востоке Чукотского п-ова и на о-ве Врангеля, относящихся к азиатскому сектору Берингии (Юрцев, 1976). «Тундростепные» сообщества, распространенные на южных склонах в западных районах арктической и субарктической Аляски, также рассматриваются некоторыми авторами как плейстоценовые реликты, сохранившиеся со времен Берингийской суши (Murray et al., 1983; Walker et al., 1991). В течение голоцена их ценотический ареал многократно сокращался в связи с широким распространением лесных и болотных сообществ.

Кобрезиевники высокогорий Центральной Камчатки, по-видимому, также являются дериватами позднеплейстоценовой криомезоксерофильной растительности полуострова. Сохранившиеся фрагментарно, на ограниченной территории, они нуждаются в особой охране.

Благодарности

Авторы выражают сердечную благодарность М. П. Вяткиной (Камчатский филиал Тихоокеанского ин-та географии ДВО РАН) за неоценимую помощь в организации и проведении полевых исследований, В. В. Якубову (Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН), определившему некоторые гербарные образцы сосудистых растений, и Д. Е. Гимельбранту и Е. С. Кузнецовой, определившим образцы лишайников.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 05-04-48035).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с.

Александрова В. Д. Проект классификации растительности Арктики // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1715—1730.

Апродов В. А. Вулканы. М., 1982. 367 с.

Афанасьев К. С. Растительность Туркестанского хребта. М.; Л., 1956. 278 с.

Банникова И. А. Высокогорный разнотравно-кобрезиевый луг в Восточном Хангае // География и динамика растительного и животного мира МНР. М., 1978. С. 93—99.

Банникова И. А. Растительный покров. Структура высотной поясности // Горная лесостепь Восточного Хангая. М., 1983. С. 89—130.

Банникова И. А., Измайлова Н. Н., Максимович С. В. Водный баланс и продуктивность высокогорного кобрезиевого луга в Восточном Хангае (МНР) // Экология. 1980. № 5. С. 27—35.

Блюменталь И. Х. Очерки по систематике фитоценозов. Л., 1990. 224 с.

Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата, 1962. Т. 2. 436 с.

Виноградов В. Н. Современное оледенение районов активного вулканизма. М., 1975. 104 с.

Волкова Е. А. Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова РАН. 1994. Вып. 14. 132 с.

Вяткина М. П., Казаков Н. В., Муравьев Я. Д. Динамика растительности и почв в долине ледника Бильченок // Сокращение гляциосферы: факты и анализ: Тез. докл. XIII Гляциологического симпоз. (СПб., 24—28 мая 2004). СПб., 2004. С. 54—55.

Гришин С. Ю. Особенности поясности растительности Ключевской группы вулканов // Комаровские чтения. Владивосток, 1993. Вып. 38. С. 95—117.

Гришин С. Ю. Растительность субальпийского пояса Ключевской группы вулканов. Владивосток, 1996. 156 с.

Еленевский Р. А. Горные луга Евразии как ландшафтно-географическое явление // Землеведение. Отд. географ. Нов. сер. 1940. Т. 1. № 41. С. 72—100.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa, 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.

Измайлова Н. Н. Особенности водного режима растений высокогорий Восточного Хангая МНР // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 178—186.

Козицкая Л. Т., Разживин В. Ю. Реликтовые криоксерофитные сообщества запада Чукотского полуострова и их почвы // Экология. 1985. № 3. С. 32—38.

Колаковский А. А. Растительность Бзыбского известкового хребта как кормовая база для животноводства. Сухуми, 1937. С. 1—78.

Колаковский А. А. Растительность альпийских хребтов Таймас и Эрцог в Абхазии // Тр. Тбилисского бот. ин-та. 1940. Т. 7. С. 1—49.

Кондратюк В. И. Климат Камчатки. М., 1974. 204 с.

Коровин Е. П., Короткова Е. Е. Типы растительности Средней Азии // Тр. Среднеазиатского гос. ун-та. Нов. сер. Биол. науки. 1945. Книга 2. Вып. 8. С. 3—25.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л.,1940. Т. 2. С. 1—265.

Любимова Е. Л. Камчатка. Физико-географический очерк. М., 1961. 190 с.

Мелекесцев И. В., Краевая Т. С., Брайцева О. А. Рельеф и отложения молодых вулканических районов Камчатки. М., 1970. 104 с.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Многолетние данные. Ч. 1—6. Вып. 27. Камчатская область. СПб., 2001. 597 с.

Нешатаев В. Ю. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. Т. 1. № 1. С. 62—70.

Огуреева Г. Н. Ботаническая география Алтая. М., 1980. 187 с.

Попов М. Г. Растительный покров Казахстана. М.; Л., 1940. 214 с.

Работнов Т. А. Луговедение. М., 1974. 384 с.

Рубцов Н. И. О типах растительности Тянь-Шаня // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 5. С. 121—126.

Рубцов Н. И. Кобрезиевники Тянь-Шаня // Проблемы ботаники. М.; Л., 1966. С. 255—264.

Рудич К. Н. Каменные факелы Камчатки. Новосибирск, 1974. 175 с.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 221 с.

Сергиевская Л. П. Степи Бурят-Монголии // Тр. Томского гос. ун-та. 1951. Т. 116. С. 217—279.

Сидельников А. Н. О высотной поясности растительности на западном макросклоне сопки Плоской (Камчатка) // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток, 1981. С. 5—14.

Слинченкова Е. Ю. Криофитно-степные сообщества среднего течения р. Амгуэмы (перешеек Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1509—1519.

Соболевская К. А. Растительность Тувы. Новосибирск, 1950. 140 с.

Соколов И. А. Вулканизм и почвообразование (на примере Камчатки). М., 1973. 224 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. 420 с.

Станюкович К. В. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе, 1973. 310 с.

Степанова Е. Ф. Растительность и флора хребта Тарбагатай. Алма-Ата, 1962. 434 с.

Толмачев А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 161—180.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шелудякова А. В. Растительность бассейна реки Индигирки // Сов. бот. 1938. № 4—5. С. 43—79.

Шелудякова А. В. Степная растительность Якутского Заполярья // Тр. Ин-та биол. Якутского фил. АН СССР. 1957. Вып. 3. С. 68—82.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 429—647.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 511 с.

Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1950. 223 с.

Юрцев Б. А. Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь» // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 484—501.

Юрцев Б. А. Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 101—120.

Юрцев Б. А. Некоторые вопросы типологии степных сообществ северо-восточной Азии // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1566—1578.

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии. Новосибирск, 1981. 168 с.

Якубов В. В., Чернягина О. А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский, 2004. 165 с.

Böcher T. W. Oceanic and continental vegetation complexes in South-West Greenland // Meddel. om Grønland. 1954. Bd 148. N 1. 336 p.

Böcher T. W. Phytogeography of middle west Greenland // Arb. fra. Dansk Arct. Station. Disco. 1963. N 38. P. 1—62.

Brockman-Jerosch. Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzgesellschaften. Leipzig, 1907. 438 S.

Braun J. Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in der Rätisch-Lepontischen Alpen // Neue Denkschr. Schweiz. Nat. Ges. 1913. Vol. 48. Basel.

Dahl E. Alpine-subalpine plant communities of South Scandinavia // Phytocoenologia. 1987. Vol. 15, N 4. P. 455—484.

Dierßen K. Zur Synsystematik nordeuropäischer Vegetationstypen // Ber. d. Reinh.-Tuxen-Ges. 1992. N 4. S. 191—226.

Dierßen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart, 1996. 838 S.

Gjaerevoll O. Kobresieto-Dryadion in Alaska // Nytt magasin botanikk. 1954. N 3. P. 51—54.

Gunnlaugsdottir E. Composition and dynamical status of heathland communities in Iceland in relation to recovery measures // Acta phytogeogr. Suec. 1985. Vol. 75. P. 1—84.

Murray D. F., Murray B. M., Yurtsev B. A., Howenstein R. Biogeographic significance of steppe vegetation in subarctic Alaska // Proceedings of Permafrost Fourth International Conference. Washington, 1983. P. 883—888.

Nordhagen R. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes // Skrift.utg.av Det Norske Videnskaps Akademi i Oslo. 1928. N 1. P. 1—612.

Nordhagen R. Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norvegens // Bergens Museums Årbok. 1936. Naturvidenskapelig rekke. N 7. P. 35—43.

Nordhagen R. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. En plantesociologisk monografi // Bergens Museums Skrifter. 1943. Bd 22. P. 1—607.

Nordhagen R. Kobresieto-Dryadion in Northern Scandinavia // Svensk Botanisk Tidskrift. 1955. Bd 49. H. 1—2. P. 63—87.

Ohba T. Vergleichende Studien uber die alpine Vegetation Japans. — 1. Carici rupestris—Kobresietea bellardii // Phytocoenologia. 1974. N 1(3). S. 331—401.

Santesson R. The lichen and lichenocolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Sone T., Yamagata K., Kazakov N. Mountain permafrost on the north slope of Mt. Ushkovsky, Central Kamchatka, Russia // Zeitschr. Geomorphologie. 2003. Vol. 130. N 3. P. 167—177.

Walker M. D., Walker D. A., Everett K. R., Short S. K. Steppe vegetation on south facing slopes of pingos, central arctic coastal plain, Alaska, USA // Arctic and Alpine Research. 1991. Vol. 23. N 2. P. 170—188.

SUMMARY

Rare plant communities formed by *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. were studied at the alpine belt of Kluchevskaya volcano group in the Central Kamchatka. Two associations were distinguished: ass. Kobresietum myosuroides saussoreosum pseudo-tilesii and ass. Kobresietum myosuroides cladinosum. They are included into Kobresieta myosuroides formation. The characteristics of the species composition, the community structure and the ecological peculiarities are given. Some problems of the Eurasian and North American *Kobresia*-communities classification and syntaxonomy are discussed. They are included into the vegetation type of herbal arctic-alpine hemixerophytes. These *Kobresia*-communities are comparable to those of the upper-middle Chukotka, the upper Kolyma River, Alaska and Yukon. They probably became restricted to their present sites during the Holocene by the expansion of taiga and mire vegetation.

УДК 582.572.6 : 581.93 (477) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 10

© В. И. Мельник, В. В. Гриценко, Д. Ю. Шевченко

BULBOCODIUM VERSICOLOR (*MELANTHIACEAE*) В УКРАИНЕ

V. I. MELNIK, V. V. GRITSENKO, D. Yu. SHEVCZENKO.
BULBOCODIUM VERSICOLOR (*MELANTHIACEAE*) IN UKRAINE

Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1
Тел. (044)285-04-80
E-mail: melnik@botanical-garden.kiev.ua
Поступила 19.04.2005
Окончательный вариант получен 12.01.2006

Приведены результаты изучения географического распространения, эколого-ценотических условий местообитаний и современного состояния популяций *Bulbocodium versicolor* в Украине. Предложены рекомендации по созданию ботанических заказников.
Ключевые слова: *Bulbocodium versicolor*, хорология, фитоценоз, популяция, охрана, Украина.

Редкий вид флоры Европы, высокодекоративный ранневесенний эфемероид *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng., внесен в Красную книгу Украины (Червона..., 1996), а также в Красные книги или списки охраняемых видов флор России, Молдовы, Румынии, Венгрии, Италии (Красная..., 1978; Czapody, 1982; Красная..., 1988; Lista…, 1994; Conti et al., 1997).

Препятствием в деле охраны *B. versicolor* является недостаточная его изученность в эколого-ценотическом отношении. В 2001—2005 гг. нами изучались географическое распространение, эколого-ценотические условия местообитаний и современное состояние популяций *B. versicolor* в Украине. Латинские названия видов растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

Род *Bulbocodium* представлен двумя близкородственными видами — *B. vernum* L. и *B. versicolor*, которые имеют одинаковое число хромосом 2n = 22 (Wetschnig, 1992). *B. versicolor* отличается от *B. vernum* более узкими листьями и более мелкими цветками (Valentine, 1980). Оба вида являются редкими во флоре Европы. *B. vernum* произрастает на горных лугах в Пиренеях и Альпах (Испания, Франция, Италия, Швейцария, Австрия) (Valentine, 1980). *B. versicolor* распространен преимущественно в лесостепной и степной зонах на Восточно-Европейской равнине от Бессарабской до Приволжской возвышенности (Молдова, Украина, Россия). Отдельные небольшие эксклавы ареала расположены в Венгрии, Румынии, Сербии, Италии. В Италии вид произрастает на горах Серано, Мажжоре, Косчерно, в Умбрии и в Марсии, в горном массиве Абруццо в Центральных Апеннинах (Menghini, Bencivenca, 1974; Menghini, Mincigrucci, 1976). В Сербии *B. versicolor* обнаружен вблизи г. Суботицы (Wetschnig, 1992; Pál, 1999). В Венгрии вид встречается на равнине Альфельд в регионе Нирмич в районе Дебрецена и Ниредьхазы, в междуречье Тиса—Дунай и в Затисье (Czapody, 1982; Pál, 1999). В Румынии зафиксировано 4 местонахождения в Трансильвании (Bădărău et al., 1997). Единственное молдавское местонахождение *B. versicolor* выявлено у с. Булибата в Унгенском р-не (Редкие..., 1982). Географическое распространение вида в Европе приведено на рис. 1.

Восточноевропейские местонахождения *B. versicolor* отделены от среднеевропейских обширной дизъюнкцией, охватывающей Украинские Карпаты и Волыно-Подольскую возвышенность. По территории Украины проходит западная и частично северная и южная границы географического распространения *B. versicolor* на Восточно-Европейской равнине.

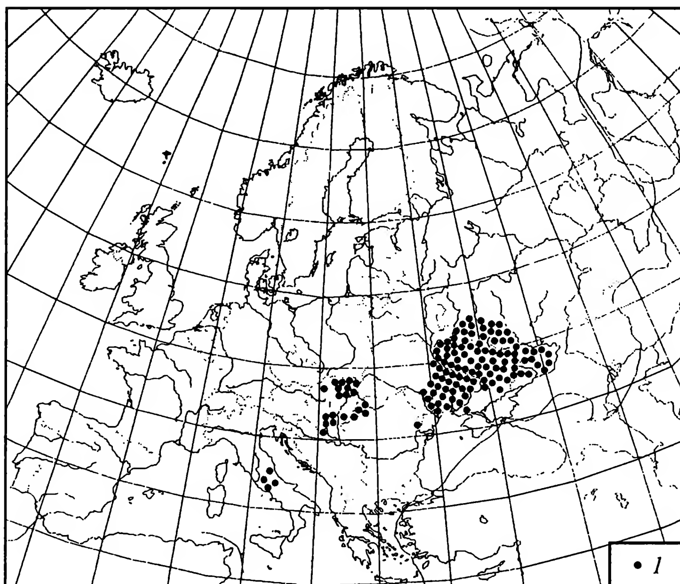


Рис. 1. Географическое распространение *Bulbocodium versicolor* в Европе.
1 — местонахождения *Bulbocodium versicolor*.

Северная граница географического распространения *B. versicolor* в Украине проходит примерно по линии населенных пунктов г. Белополье—пос. (городского типа) Недригайлов Сумской обл.—г. Лубны Полтавской обл.—г. Переяслав-Хмельницкий и г. Мироновка Киевской обл. От г. Мироновки до городов Котовск и Балта Одесской обл. проходит западная граница распространения *B. versicolor* на Восточно-Европейской равнине. Южная граница распространения вида в Украине проходит от Балты по линии городов Николаев—Херсон—Запорожье—Донецк—Меловое Луганской обл.

Непосредственно к местонахождениям *B. versicolor* в Украине примыкают его местонахождения в Российской Федерации, где вид произрастает в Липецкой, Белгородской, Курской, Воронежской, Ростовской, Волгоградской, Саратовской, Тамбовской областях (Красная..., 1988). Вместе они образуют единый восточноевропейский массив ареала вида. На картосхеме географического распространения *B. versicolor* в России, приведенной в Красной книге Российской Федерации (Красная..., 1988), приведено 27 местонахождений вида.

В результате полевых исследований, изучения литературных источников и гербарных сборов гербариев Киева (KW, KWU, KWHA), Донецка (DNZ) и Санкт-Петербурга (LE) нами установлено 75 местонахождений вида в Украине.

Бóльшая часть местонахождений (47) сконцентрирована на Левобережной Украине. На Правобережье их зафиксировано 28. На Подольской возвышенности выявлено 2 местонахождения, на Приднепровской возвышенности — 18, на Приднепровской низменности — 16, на Причерноморской низменности — 11, на Среднерусской возвышенности — 24, на Донецком кряже — 5 (рис. 2). На Приазовской возвышенности известно единственное местонахождение вида искусственного происхождения в Великоанадольском лесу, на что указывал еще Г. Н. Высоцкий (1898). Р. И. Бурда с соавт. (1995) на гербарном листе *B. versicolor* из Великоанадольского леса обнаружили пометку «перенесено в культуру В. Е. Граффом».



Рис. 2. Распространение *Bulbocodium versicolor* в Украине.
Местонахождения *Bulbocodium versicolor*, которые приводились: *1* — до 1950 г. включительно, *2* — после 1950 г.

К сожалению, к настоящему времени часть местонахождений *B. versicolor* в Украине утрачена в связи с антропогенной трансформацией природных местообитаний вида: распашкой целинных земель, террасированием и залесением степных склонов, интенсивным выпасом скота, массовым сбором на букеты. Так, например, исчезло местонахождение *B. versicolor* в окр. с. Титаровка в Старобельском р-не Луганской обл., в окр. с. Ольховатки в Донецкой обл. (Приходько, 1994). В Днепропетровской обл. из 9 местонахождений *B. versicolor* 2 были обнаружены в XIX в. и в последующие годы литературных и гербарных данных, подтверждающих эти местонахождения, нет (Кучеревський, 2001). В 1996—1997 гг. было установлено исчезновение локальных популяций *B. versicolor* в Сумской обл. (Сумской р-н, окр. г. Сумы, с. Сад, в балке возле старого аэропорта) в связи с хозяйственным использованием земельных площадей, где они находились (Гончаренко, Карпенко, 1998). При проведении ботанических исследований на Киевском плато нами не было выявлено местонахождение *B. versicolor* в окрестностях с. Козин Мироновского р-на Киевской обл., упоминавшееся последний раз в 1927 г. Щибря, (KW).

Регрессивные изменения хорологии вида происходят и в других частях ареала. Из 4 зафиксированных в Трансильвании местонахождений вида 2 местонахождения, выявленные в XIX в., к настоящему времени не сохранились (Bădărău et al., 1997). В прошлом *B. versicolor* был более широко распространен в Венгрии. В настоящее время в связи с сельскохозяйственным освоением территории, лесохозяйственными мероприятиями он исчез в регионах Годмезоваширгель, Берекбогормень и Нодьердо вблизи Дебрецена (Czapody, 1982; Pál, 1999).

Сведения об эколого-ценотических условиях местообитаний *B. versicolor* в Украине фрагментарны. И. К. Пачоский (1914) отмечал этот вид на возвышенном берегу р. Висунь у с. Яковлевка при впадений этой реки в р. Ингулец. Здесь *B. versicolor* произрастал совместно с *Caragana scythica*, *Tulipa gesneriana*, *Ornithogalum brachystachis*.

С. О. Илличевский (1927, 1928) указывает на редкую встречаемость вида в растительном покрове целинных степей Полтавщины, где он произрастал совместно с *Salvia nutans*, *Astragalus asper*, *A. dolichophyllus*, *Aster bessarabicus*.

В Стрельцовском отделении Луганского заповедника *B. versicolor* произрастает в разнотравно-ковыльных степях, образованных *Stipa zalesskii*, *S. pulcherrima*, *S. anomala*. При этом вид чаще встречается на вторичных участках возле тропинок (Кондратюк и др., 1988; Кондратюк, Чуприна, 1992).

В Донецкой обл. популяции *B. versicolor* приурочены к петрофитному варианту разнотравно-типчаково-ковыльных степей с проективным покрытием 50—70 %. В урочище Гектовая балка у с. Никоновка в Добропольском р-не, где выявлена немногочисленная популяция вида, основу травостоя составляют *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *F. rupicola*, *Salvia nutans*, *Filipendula vulgaris*, *Genista tanaitica*, *Euphorbia seguieriana*, *Medicago romanica*, *Caragana frutex* и другие виды. В урочище Кучеров яр вблизи с. Октябрьское в этом же районе *B. versicolor* приурочен к плакорным петрофитным степям на песчаниках с низким проективным покрытием — 40—50 %. Травостой представлен *Stipa anomala*, *Festuca valesiaca*, *Echium russicum*, *Potentilla patula*, *P. schurii*, *Artemisia marschalliana*, *Hyacinthella leucophaea*, *Thymus marschallianus* (Приходько, 1994).

В Сумской обл. на территории заповедника «Михайловская целина» *B. versicolor* чаще всего приурочен к сообществам *Elytrigia repens*; произрастает в ценозах с доминированием *Poa angustifolia*, *Stipa capillata*, *Calamagrostis epigeios* при условии, если проективное покрытие последнего не превышает 30—40 %. Четко прослеживается приуроченность *B. versicolor* к экзарционным сообществам — к разнообразным тропинкам и дорожкам на территории заповедника «Михайловская целина» (Гончаренко, Карпенко, 1998).

Нами изучались условия местообитаний *B. versicolor* в урочище Шандровский лес на северо-восточной окраине с. Шандра Мироновского р-на Киевской обл. Урочище представляет собой лесной массив с примыкающими к нему лугово-степными участками, расположенными среди пахотных земель. Древостой лесного сообщества образован *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata* и др. Средний возраст древостоя 55—65 лет, высота до 20 м, сомкнутость крон 0.7—0.8. В прошлом здесь произрастали вековые дубовые и дубово-грабовые леса, которые были сведены вследствие хозяйственной деятельности человека. На лугово-степных участках преобладают сообщества с доминированием *Festuca valesiaca* и *Poa angustifolia* (Погребенник и др., 1987).

В урочище Шандровский лес популяция *B. versicolor* занимает склон восточной экспозиции крутизной 15—20°. Она приурочена к экотону между лесной и лугово-степной растительностью. Наибольшее количество особей *B. versicolor* сконцентрировано на проходящей вдоль леса тропинке на уплотненном грунте. Распространение особей *B. versicolor* в глубь леса от условной границы между лесным и лугово-степным сообществами наблюдается на расстоянии до 23 м, в лугово-степное — до 17 м. Линейная протяженность популяции по стыку двух растительных сообществ — 125 м, площадь популяции — 500 м^2.

Мы провели исследования местообитаний *B. versicolor* в Полтавской обл. В Зиньковском р-не на территории ботанического заказника «Балка Долина» (окрестности с. Высокое) вид приурочен к сообществам формации Festuceta valesiacae. Заказник представляет собой балку, склоны которой заняты лугово-степной растительностью. Экспозиция склонов юго-западная, крутизна составляет 25—30°. В основании склонов протекает ручей, пересыхающий летом. Ценопопуляция *B. versicolor* приурочена к долине ручья (вид не заходит на вершины склонов) и размещена узкой полосой шириной 30—70 м. Площадь популяции — 90 га. Площадь ботанического заказника «Балка Долина» — 116.8 га. Проективное покрытие тра-

вянистого покрова — 85 %. Основу травостоя составляют *Festuca valesiaca* и *Poa angustifolia.*

В Кобеляцком р-не *B. versicolor* произрастает на территории ботанического заказника «Дробиновский», который расположен в окрестностях остановочного пункта — 197 км юго-западной железной дороги. Площадь заказника — 50.7 га. В заказнике охраняются редкие лугово-степные сообщества и небольшие участки лесной растительности. Здесь *B. versicolor* встречается на склонах балки в составе формаций Festuceta valesiacae, Poeta angustifoliae, Stipeta capillatae. Преобладают склоны юго-западной экспозиции крутизной 25—30°. Ценопопуляция вида расположена вдоль склонов полосой шириной до 50 м. Наибольшее количество особей наблюдается на средних высотах склонов, в то время как у их подножий и на вершинах вид практически отсутствует. Общая площадь популяции *B. versicolor* на территории ботанического заказника «Дробиновский» составляет 25 га.

Таким образом, анализ условий местообитаний *B. versicolor* в Украине показывает, что его эколого-ценотический оптимум реализуется в степных экзарционных сообществах и в экотонах между лесной и степной растительностью.

Результаты наших исследований местообитаний *B. versicolor* в Украине согласуются со сведениями об условиях произрастания вида в других частях ареала. В России *B. versicolor* растет на степных склонах балок, в дубравах на остепненных полянах (Красная..., 1988). В урочище Волчий Лог в Острогожском р-не Воронежской обл. вид приурочен к луговым ковыльным степям асс. Stipeta pennatae, где произрастает совместно с *Adonis vernalis*, *A. wolgensis*, *Astragalus pubiflorus*, *Bellevalia sarmatica*, *Fritillaria ruthenica*, *Ornithogalum kochii*, *Paeonia tenuifolia* и др. (Григорьевская и др., 2000).

В единственном местонахождении в Молдавии *B. versicolor* растет на открытых травянистых склонах совместно с *Fragaria vesca*, *Primula veris*, *Adonis vernalis*, *Pulsatilla nigricans*, *Scilla bifolia*, *Crocus reticulatus* (Редкие..., 1982).

В Румынии (Трансильвания) *B. versicolor* встречается в травянистых сообществах Elytrigieta intermediae совместно с *Carex tomentosa*, *Melica picta*, *Iris pumila*, *Adonis vernalis*, *Cirsium pannonicum* и др., в кустарниковых зарослях Ligustro-Prunetum и в лесах Aceri tatarico-Quercetum roboris-petraea (Bădărău, 1997).

В Венгрии *B. versicolor* произрастает в степных сообществах Astragalo-Festucetum rupicolae, на полянах дубовых лесов и в акациевых культурфитоценозах, созданных на месте дубовых лесов (Czapody, 1982; Pál, 1999).

В Апеннинах *B. versicolor* произрастает на горных пастбищах на высоте 1350—1450 м над ур. м. на известковых почвах совместно с *Bromopsis erecta*, *Cerastium arvense*, *Potentilla crantzii*, *Hieracium pilosella*, *Sedum reflexum*, *Brachypodium pinnatum* и некоторыми другими видами (Menghini, Bencivenga, 1974; Menghini, Mincigrucci, 1976).

Популяции *B. versicolor* в различных частях ареала вида, как правило, характеризуются невысокой численностью и плотностью особей. По нашим данным, в урочище Шандровский лес в Мироновском р-не Киевской обл. популяция *B. versicolor* состоит из 5000 разновозрастных особей, в том числе из более чем 2000 генеративных особей.

Размещение особей в популяции неравномерное. Максимальная плотность особей *B. versicolor* в экотоне составляет 32 особи на 1 м^2 (12 генеративных особей на 1 м^2), средняя плотность — 20—25 особей на 1 м^2 (7—10 генеративных особей на 1 м^2). В лесном и в лугово-степном сообществах плотность особей *B. versicolor* значительно ниже: на лугово-степном участке — 1—5 генеративных особей на 1 м^2, в лесном сообществе — 2—7 генеративных особей на 1 м^2.

Морфологические показатели онтогенетических состояний популяций *Bulbocodium versicolor* на территории ботанического заказника «Балка Долина»

Показатели / в/г	Высота растения, см	Длина листа, см	Диаметр клубнелуковицы, мм	Длина соцветия, см	Количество цветков в соцветии
p	—	—	—	—	—
j	3—5	2—3	5—8	—	—
im	8—10	4—6	10—15	—	—
v	10—15	6—9	20—30	—	—
g_1	20	10	30—36	8	1
g_2	25	12	30—35	8—10	2—3
ss	—	—	—	—	—
s	—	—	—	—	—

Примечание. в/г — возрастные группы.

На территории ботанического заказника «Балка Долина» в Зинковском р-не Полтавской обл. популяции характеризуются высокой численностью и плотностью особей. Плотность популяции на территории заказника колеблется в пределах от 1 до 30 особей на 1 м^2. В среднем она составляет 21 особь на 1 м^2. Характер размещения особей в популяции неравномерный. Участки с большой плотностью особей площадью от 10 до 100 м^2 чередуются с местами единичной встречаемости вида. Морфологические показатели различных онтогенетических состояний приведены в таблице.

На территории ботанического заказника «Дробиновский» в Кобеляцком р-не Полтавской обл. популяции отличаются средней численностью и плотностью. Максимальная плотность популяции на территории ботанического заказника «Дробиновский» составляет 20 особей на 1 м^2. В среднем она составляет 5—10 особей на 1 м^2. Характер размещения особей в популяции неравномерный.

Плотность 7—10 особей на 1 м^2 имеет популяция *B. versicolor* в Донецкой обл.: Добропольский р-н, с. Октябрьское, урочище Кучеров Яр (Приходько, 1994). По-видимому, эти данные были приведены только для генеративных особей без учета количества особей других возрастных групп. В другой популяции из этого же района — с. Никоноровка, урочище Гектова Балка, плотность особей значительно ниже. На площади 0.5 га насчитывалось около 100 особей *B. versicolor*, произрастающих единично. В Донецкой обл. также встречаются очень обедненные, малочисленные популяции *B. versicolor* с низким показателем плотности (Добропольский р-н, с. Новотроицкое) — на площади 0.1 га выявлены лишь единичные особи вида (Приходько, 1994).

На территории заповедника «Михайловская целина» (Сумская обл.), где наибольший локалитет *B. versicolor* занимает площадь 5.25 га, на 1 м^2 насчитывается до 17 генеративных особей. В Сумской обл. встречаются также небольшие по площади и численности особей популяции *B. versicolor*. В окрестностях с. Солидарное на площади 0.09 га насчитывается около 100 особей. В Недригайловском р-не популяции *B. versicolor* незначительны по площади и насчитывают по 30—40 особей каждая (Гончаренко, Карпенко, 1998).

На основании наших исследований выделены 4 периода онтогенеза и 8 возрастных состояний особей *B. versicolor*. Приводим их описание.

I. Период первичного покоя (латентный).

Покоящиеся семена (se).

II. Прегенеративный (виргинильный) период онтогенеза.

Проростки (p) имеют округлый семядольный листок, который отмирает в июне, в почве формируется небольшая клубнелуковица.

Ювенильные (j) растения характеризуются наличием 1 узколинейного, нитевидного листка длиной от 3 до 6 см и клубнелуковицы длиной 0.3—0.4 см, шириной 0.2—0.35 см. В ювенильном возрастном состоянии особи *B. versicolor* пребывают около года.

Имматурные (im) растения имеют линейный прямостоячий листок. Клубнелуковица длиной около 1.5 см и шириной 0.4—0.6 см. Пребывание в имматурном возрастном состоянии — 1 год.

Виргинильные (v) растения имеют 3—4 листка и сформированную корневую систему. Листья ланцетно-линейные, желобчатые, с колпачковидной верхушкой. Клубнелуковица длиной около 1.7 см и шириной около 1 см. В виргинильном состоянии растения пребывают 3—4 года.

III. Генеративный период.

Генеративные молодые (g_1) растения характеризуются появлением генеративных органов. Впервые растения зацветают на 6—7-м году жизни. У молодых генеративных особей цветок всегда 1. Листьев — 3, реже 4. Процессы новообразования преобладают над отмиранием.

Генеративные зрелые (g_2) растения имеют 2, реже 3 цветка. Наблюдается максимальный ежегодный прирост биомассы, максимальная семенная продуктивность. Процессы новообразования и отмирания уравновешены.

IV. Постгенеративный (сенильный) период.

Субсенильные (ss). Наблюдается укорочение длины листка. Клубнелуковица длиной около 2.4 см., шириной около 1.2 см. Субсенильные особи характеризуются резким преобладанием процессов отмирания над новообразованием, что хорошо заметно визуально по состоянию клубнелуковицы.

Мы провели исследования возрастной структуры ценопопуляций *B. versicolor* на территориях Полтавской и Киевской областей.

Ценопопуляция на территории ботанического заказника «Балка Долина» (Полтавская обл.) гомеостатическая, с полночленными спектрами онтогенетических состояний (рис. 3). В спектрах наблюдается 2 максимума, один из которых попадает на прегенеративную фракцию, а второй на молодую генеративную. Пополнение ценопопуляции особями новых генераций происходит преимущественно семенным путем.

В возрастных спектрах ценопопуляции на территории ботанического заказника «Дробиновский» преобладают молодые генеративные группы при наличии достаточного количества особей прегенеративной фракции (рис. 4).

Такой тип возрастных спектров свидетельствует о стабильных позициях вида в лугово-степных фитоценозах заказника. При отсутствии антропогенного влияния вид и в дальнейшем будет занимать устойчивые позиции в описанных сообществах.

Анализ возрастной структуры двух популяций *B. versicolor* на Полтавской равнине свидетельствует о прочных фитоценотических позициях вида.

Для популяции *B. versicolor* на территории урочища Шандровский лес характерны высокая плотность генеративных особей и наличие рядом с ними достаточного количества особей ювенильного, имматурного и виргинильного онтогенетических состояний. Возрастная и пространственная структуры популяции *B. ver-*

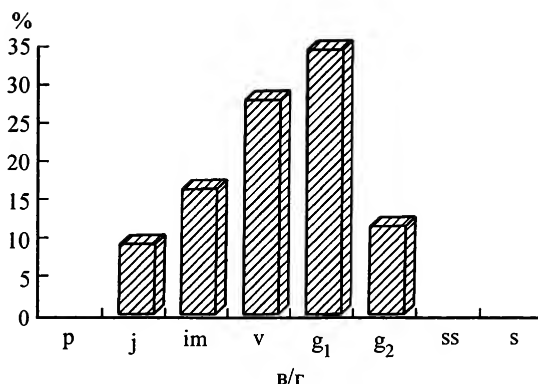


Рис. 3. Спектр онтогенетических состояний *Bulbocodium versicolor* на территории ботанического заказника «Балка Долина».

Здесь и на рис. 4, 5: в/г — возрастные группы.

sicolor являются показателем устойчивых фитоценотических позиций вида на данной территории.

Таким образом, в урочище Шандровский лес сохранилась устойчивая гомеостатическая популяция *B. versicolor* с высокой численностью и плотностью особей, полночленным спектром онтогенетических состояний (рис. 5). В данном случае экотон является той экологической нишей, где условия существования для *B. versicolor* оптимальны.

Кроме *B. versicolor*, в урочище Шандровский лес произрастает целый ряд видов, занесенных в Красную книгу Украины (Червона... 1996): *Lilium martagon*, *Fritillaria ruthenica*, *Stipa capillata*, *S. pennata*, *Pulsatilla nigricans* и регионально редких: *Aconitum eulophum*, *Clematis integrifolia*, *Adonis vernalis*, *Anemone sylvestris*, *Carex humilis*, *Iris hungarica.* Местонахождение *B. versicolor* в урочище Шандровский лес является уникальным, так как это единственное сохранившееся на сегодняшний день местонахождение данного вида в Киевской обл. на правобережье р. Днепр. Принимая во внимание научную, природоохранную и ландшафтно-эстетическую ценность урочища Шандровский лес, нами были разработаны рекомендации и научные обоснования для создания на этой территории ботанического за-

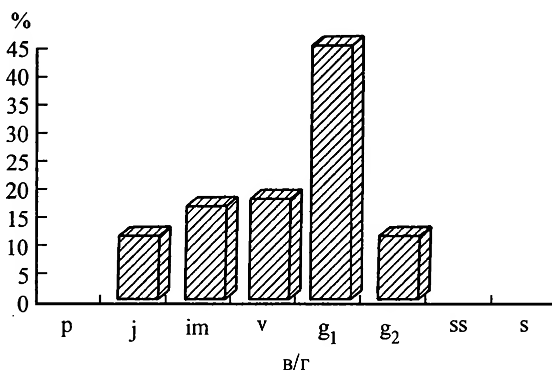


Рис. 4. Спектр онтогенетических состояний *Bulbocodium versicolor* на территории ботанического заказника «Дробиновский».

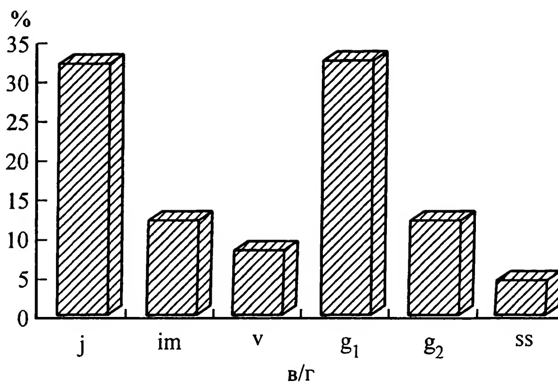


Рис. 5. Спектр онтогенетических состояний *Bulbocodium versicolor* на территории урочища Шандровский лес.

казника площадью 40 га. Документы переданы в Государственное управление Министерства экологии и природных ресурсов в Киевской обл.

Собранные нами гербарные образцы онтогенетических состояний *B. versicolor* хранятся в гербарии Национального ботанического сада им. Н. Н. Гришко НАН Украины (KWHA).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бурда Р. И., Остапко В. М., Ларин Д. А. Атлас охраняемых растений (виды флоры юго-востока Украины, занесенные в Красную книгу). Киев, 1995. 124 с.

Высоцкий Г. И. Растительность Велико-Анадольского участка // Тр. экспедиции, снаряженной Лесным департаментом под руководством В. В. Докучаева. СПб., 1898. Т. 2. 134 с.

Гончаренко І. В., Карпенко К. К. Брандушка різнокольорова (*Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng.) на Сумщині // Вакалівщина. До 30-річчя біологічного стаціонару Сумського педінституту: Збірник наукових праць. Суми, 1998. С. 211—215.

Григорьевская А. Я., Бережной А. В., Двуреченский В. Н. Эколого-фитоценотические особенности реликтовых комплексов юга Среднерусской возвышенности // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 76—83.

Іллічевський С. О. Цілинні степи південної Полтавщини // Тр. сільськогосподарської ботаніки. Харків, 1927. Т. 1. № 3. С. 62—68.

Іллічевський С. О. Обслідування цілинних степів Полтавщини в 1927 р. // Охорона пам'яток природи на Україні. 1928. Т. 2. С. 89—113.

Кондратюк Е. Н., Бурда Р. И., Чуприна Т. Т., Хомяков М. Т. Луганский государственный заповедник. Растительный мир. Киев, 1988. 188 с.

Кондратюк Е. Н., Чуприна Т. Т. Ковыльные степи Донбасса. Киев, 1992. 172 с.

Красная книга Молдавской ССР. Книга редких и находящихся под угрозой видов животных и растений Молдавской ССР. Кишинев, 1978. 120 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Кучеревський В. В. Атлас рідкісних і зникаючих рослин Дніпропетровщини. Київ, 2001. С. 261.

Пачоский И. К. Херсонская флора. Ч. 1. (высшие тайнобрачные, голосеменные, однодольные). Херсон, 1914. 260 с.

Погребенник В. П., Кучерява Л. Ф., Нечитайло В. А. Редкие и исчезающие растения в урочище Шандровский лес // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1987. Вып. 14. С. 13—18.

Приходько С. А. Нові місцезнаходження *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. (*Liliaceae*) в Донбасі // Укр. бот. журн. 1994. Т. 51. № 2/3. С. 228—231.

Редкие виды флоры Молдавии (биология, экология, география). Кишинев, 1982. 104 с.

Червона книга України. Рослинний світ. Київ, 1996. С. 278.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

Bădărău Al. S., Groza Gh., Onciu M., Pestina C. *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng., element silvostepic sarmatic, în flora câmpiei Transilvaniei // Studia univ. Babes-Bolyai, Geographia. 1997. Vol. 42. N 1—2. S. 147—149.

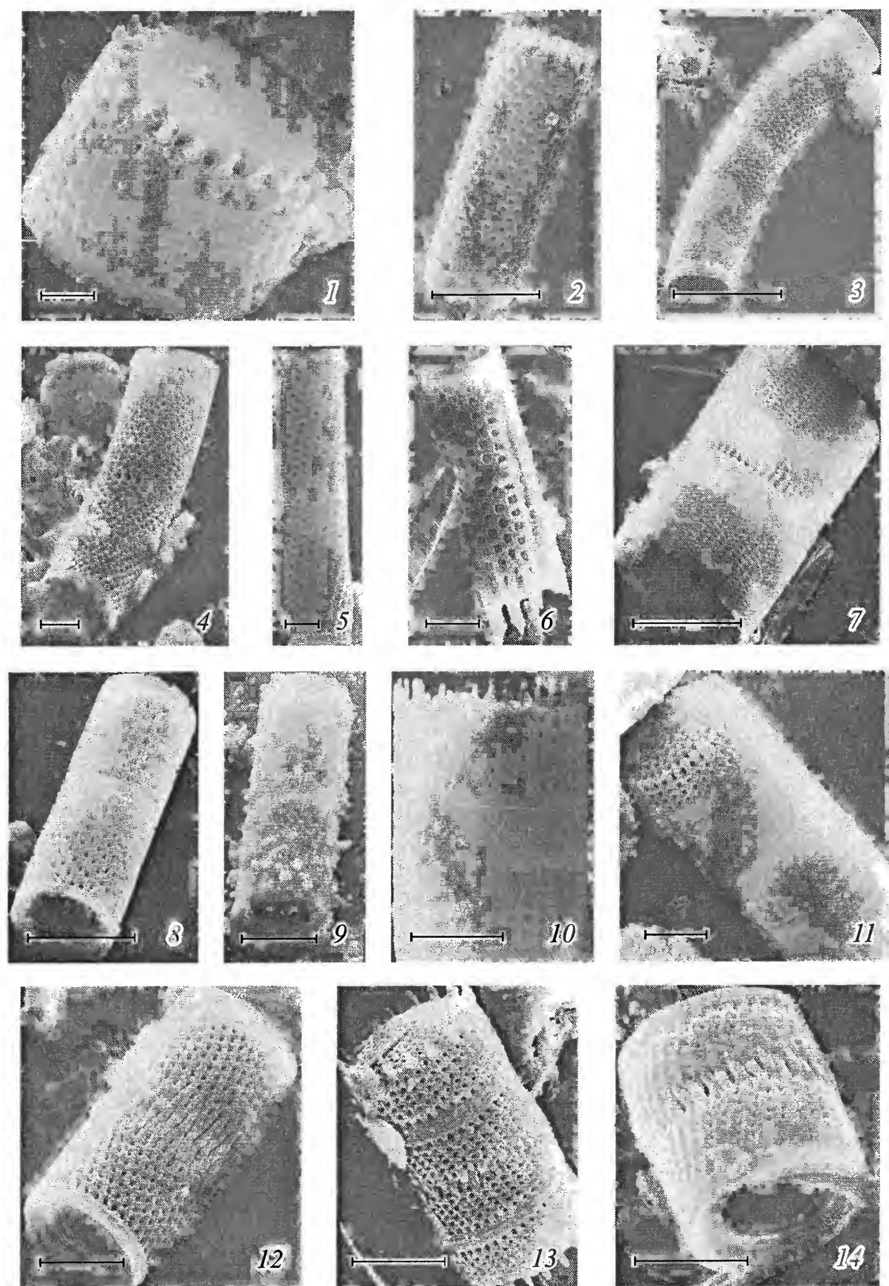


Таблица I.

Загиб створки с наружной поверхности. *1* — *Aulacoseira alpigena*; *2—4* — *A. ambiqua*; *5, 6* — *A. granulata*; *7, 8* — *A. islandica*; *9* — *A. italica*; *10, 11* — *A. pfaffiana*; *12* — *A. subarctica* f. *subarctica*; *13, 14* — *A. subarctica* f. *subborealis*. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1* — 1; *2, 5, 6, 10—14* — 5; *3, 4, 7—9* — 10.

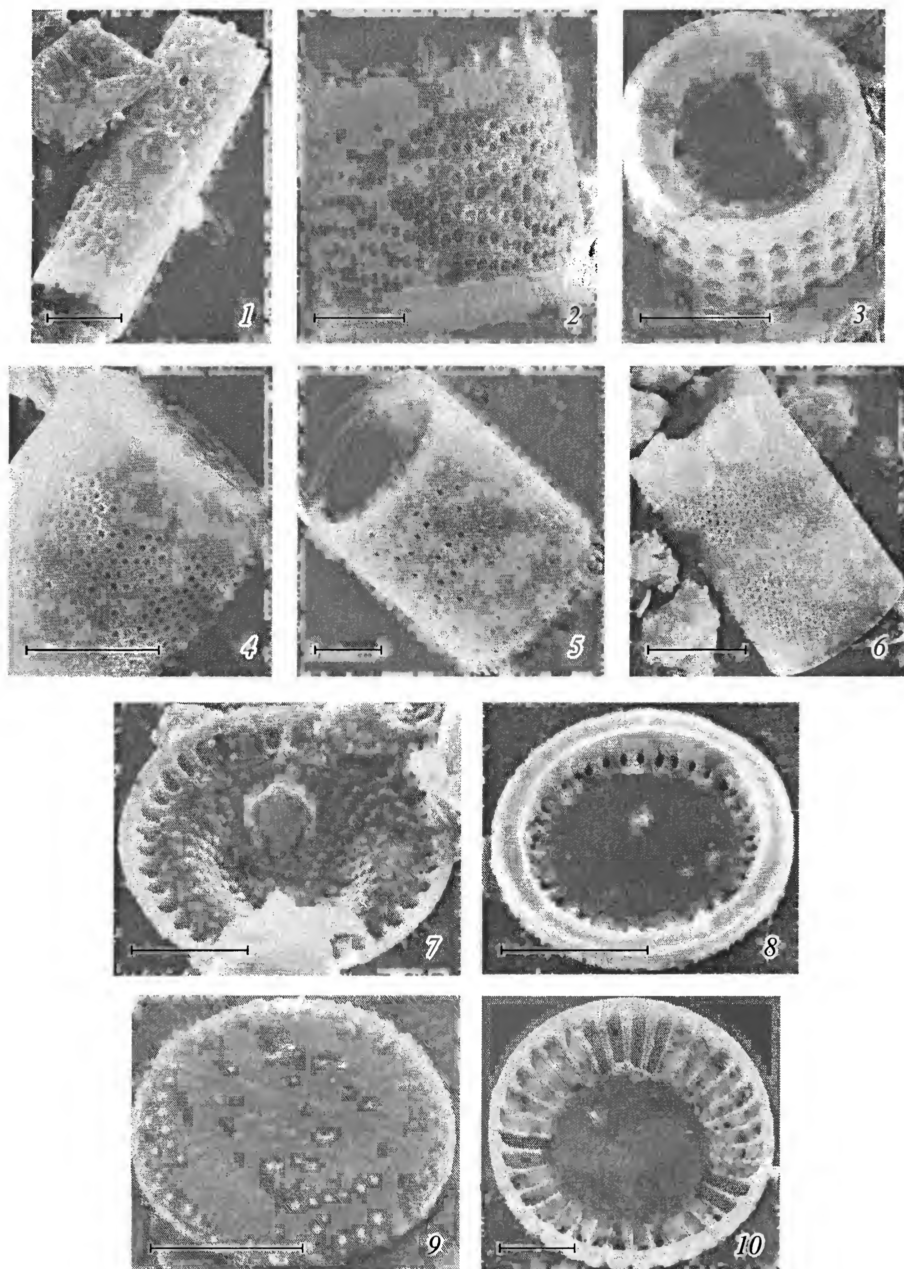


Таблица II.

1—6 — загиб створки; *7, 8, 10* — створка с внутренней поверхности, *9* — створка с наружной поверхности. *1* — *Aulacoseira* sp. 1; *2* — *Aulacoseira* sp. 2; *3* — *Aulacoseira* sp. 3; *4* — *Aulacoseira* sp. 4; *5* — *Aulacoseira* sp. 5; *6* — *A. volgensis*; *7* — *Cyclostephanos dubius*; *8, 9* — *Cyclotella comensis*; *10* — *C. meneghiniana*. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1—3*, *5*, *7—10* — 5; *4*, 6 — 10.

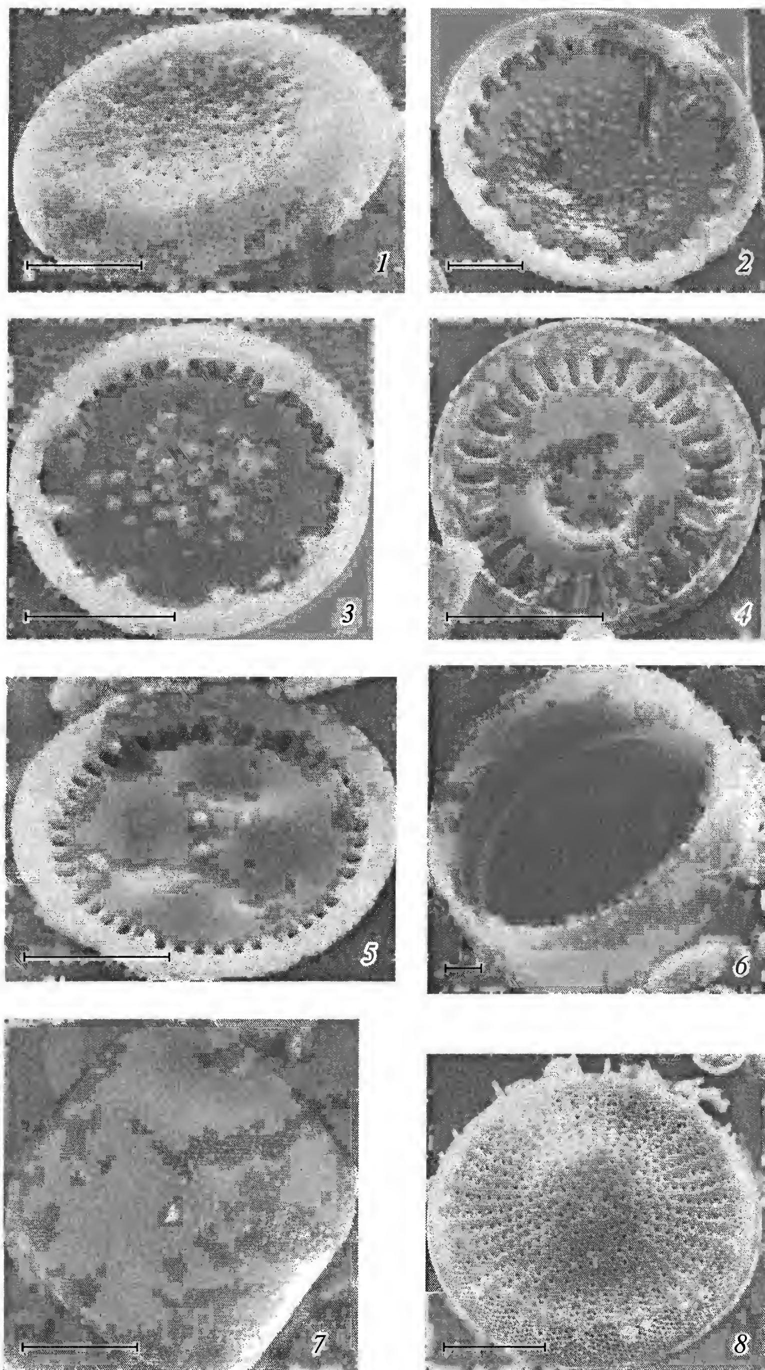


Таблица III.

1, *7*, *8* — створки с наружной поверхности; *2—6* — створки с внутренней поверхности. *1—3* — *Cyclotella radiosa*; *4* — *C. stelligera*; *5* — *C. tripartita*; *6* — *Ellerbeckia arenaria*; *7* — *Melosira varians*; *8* — *Stephanodiscus* of. *agassizensis*. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1—5*, *8* — 5; *6*, *7* — 10.

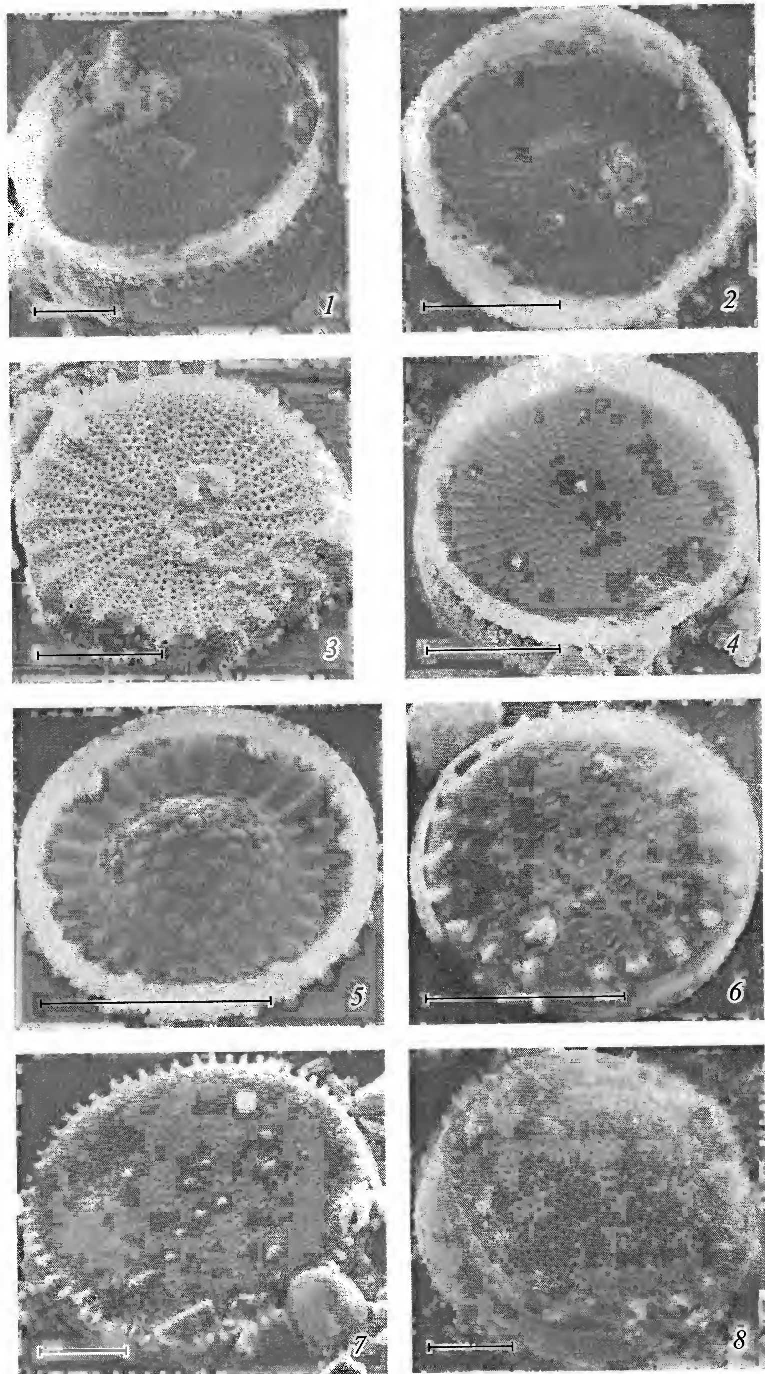


Таблица IV.

1, 2, 4, 5 — створки с внутренней поверхности; *3, 6—8* — створки с наружной поверхности. *1* — *Stephanodiscus binderanus*; *2* — *S. delicatus*; *3* — *S. hantzschii*; *4* — *S. invisitatus*; *5* — *S. makarovae*; *6* — *S. minutulus*; *7* — *Thalassiosira bramaputrae*; *8* — *T. weissflogii*. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1—7* — 5; *8* — 10.

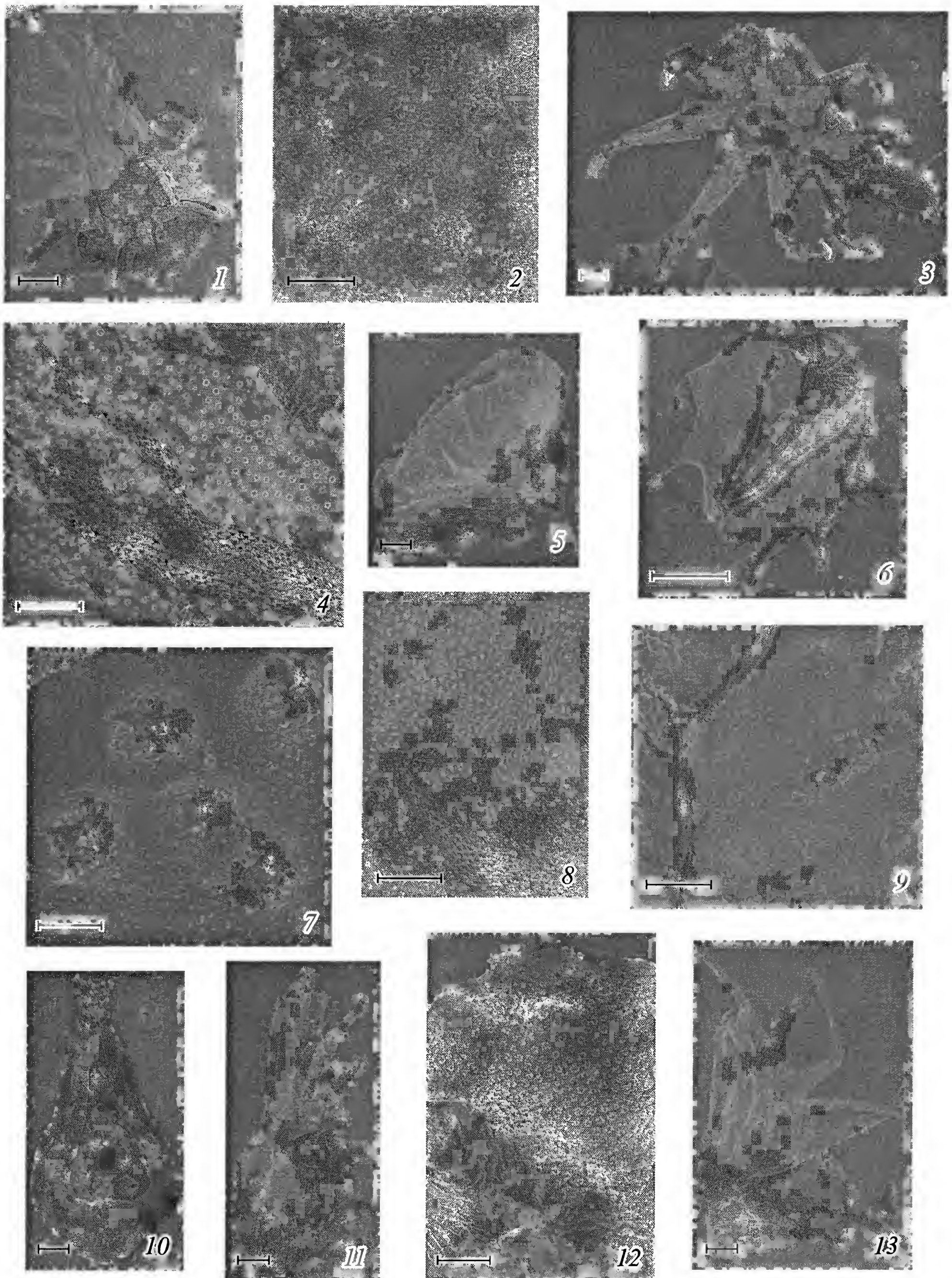


Таблица I. Эремы видов рода *Lappula*.

1, 2 — *L. squarrosa*; *3, 4* — *L. stricta*; *5, 8* — *L. cristata*; *6, 9* — *L. zaissanica*; *7, 10, 11* — *L. macra*; *12, 13* — *L. patula*. *1, 3, 10, 11, 13* — общий вид эрема со стороны диска; *5, 6* — общий вид эрема с брюшной стороны; *2, 4, 7—9, 12* — фрагменты поверхности эремов с разным типом ультраскульптуры: *2, 12* — остробугорчатая с звездчато-шиповатой ультраскульптурой, *4, 8* — складчатая с звездчато-шиповатой, *7* — крючковато-бугорчатая с неясносетчато-шиповатой, *9* — ровная, без скульптурных образований. Масштабные линейки, мкм: *1, 3, 5, 6, 10, 11, 13* — 300; *2, 4, 7—9, 12* — 100.

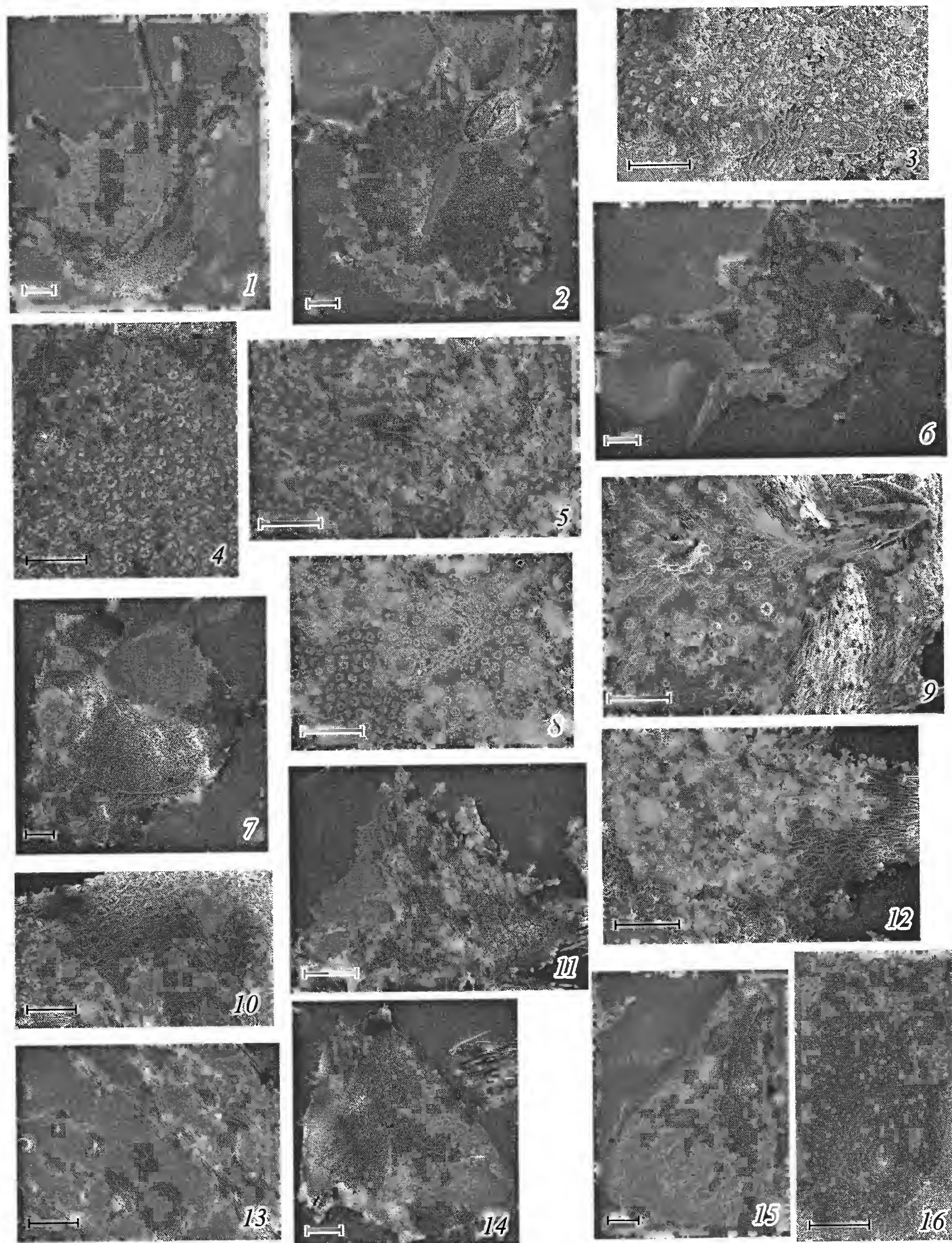


Таблица II. Эремы видов рода *Lappula*.

1—4 — *L. krylovii*; *5, 6* — *L. concava*; *7—9* — *L. texana*; *10—12, 14* — *L. sessiliflora*; *13* — *L. occultata*; *15, 16* — *L. sinaica*. *1, 14* — общий вид эрема с брюшной стороны, *2, 6, 7, 15* — общий вид эрема со стороны диска, *11* — ценобий; *3, 9, 10* — фрагменты поверхности окрыления эремов: *3* — сосочково-морщинистая; *9, 10* — звездчато-шиповатая; *4, 5, 8, 13, 16* — фрагменты поверхности эремов с разной ультраскульптурой: *4, 5, 8* — крючковато-бугорчатая с звездчато-шиповатой; *12* — мелковздуто-зернисто-крючковатая с звездчато-шиповатой; *13, 16* — выпуклохолмообразная зернистобугорчатая с зернистой. Масштабные линейки: *1, 2, 6, 7, 14, 15* — 300 мкм; *3—5, 8—10, 12, 13, 16* — 100 мкм; *11* — 1 мм.

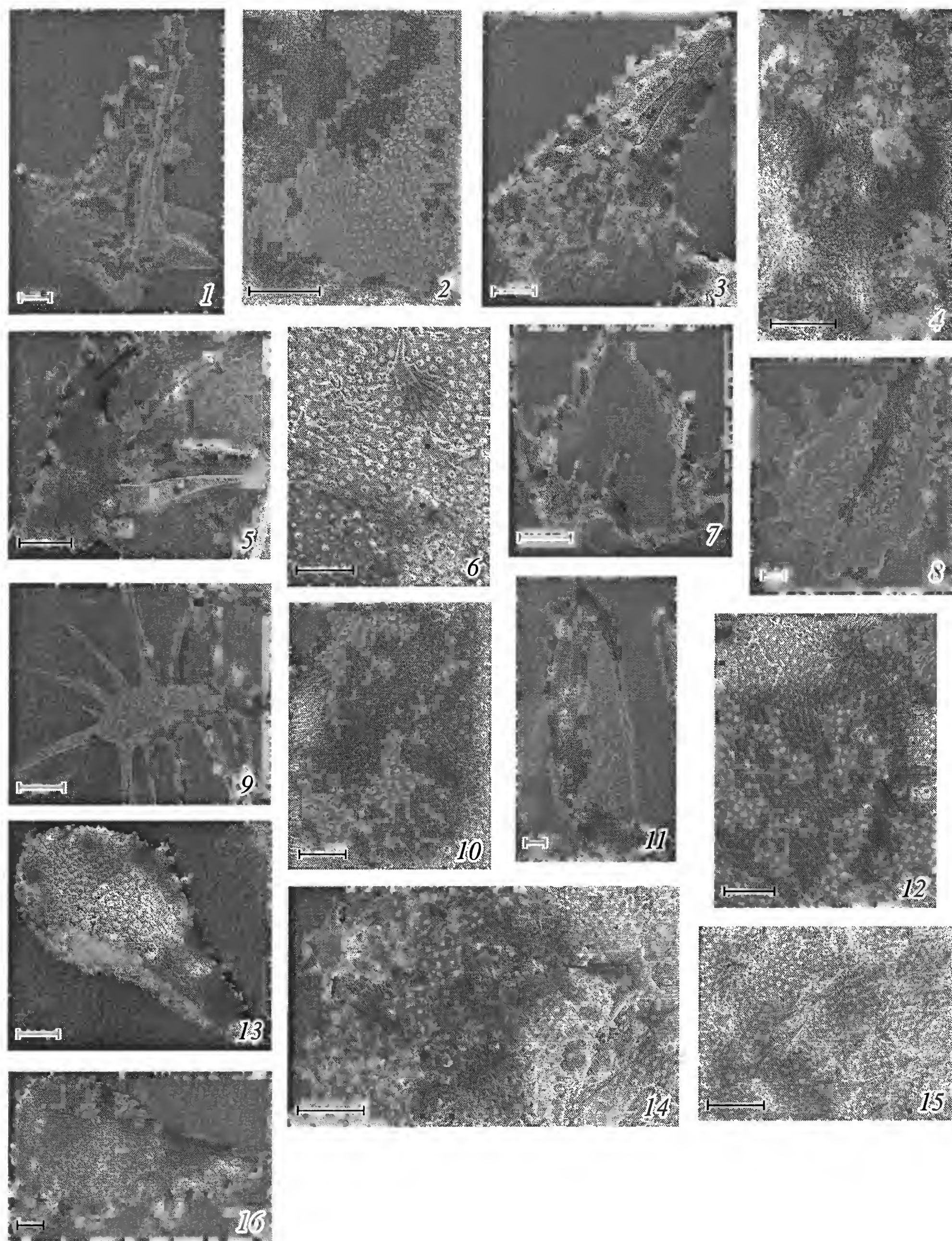


Таблица III. Эремы видов родов *Lappula* и *Lepechiniella*.

1, *2* — *Lappula ceratophora*; *3*, *4* — *L. lipschitzii*; *5*, *6* — *L. macrantha*; *7*, *11* — *L. lipskyi*; *9*, *10* — *L. semiglabra*; *13*, *14* — *L. nuratavica*; *15*, *16* — *L. microcarpa*; *8*, *12* — *Lepechiniella michaelis*. *1*, *5*, *9*, *11*, *16* — общий вид эрема с брюшной стороны; *3*, *7*, *8*, *13* — общий вид эрема со стороны диска; *2*, *4*, *6*, *10*, *12*, *14*, *15* — фрагменты поверхности эремов с разной ультраскульптурой: *2* — складчато-крупнобугорчатая с зернистой; *4* — бугорчатая с звездчато-шиповатой; *10* — остробугорчатая с звездчато-шиповатой; *6*, *12*, *14* — остробугорчатая с неясносетчато-шиповатой; *15* — остробугорчатая с сосочково-звездчато-шиповатой. Масштабные линейки: *1*, *3*, *8*, *11*, *13*, *16* — 300 мкм; *2*, *4*, *6*, *10*, *12*, *14*, *15* — 100 мкм; *5*, *7*, *9* — 1 мм.

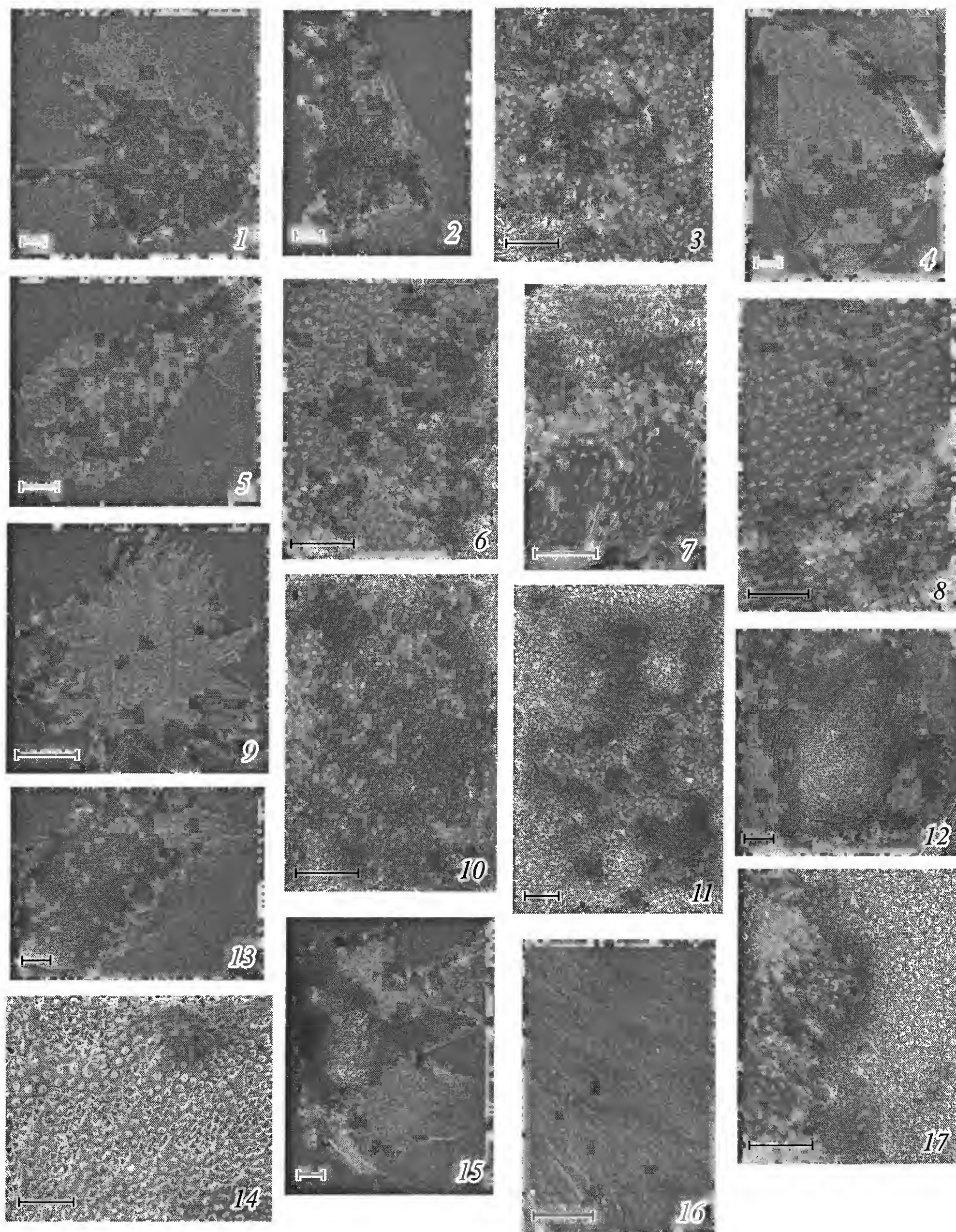


Таблица IV. Эремы видов родов *Lappula* и *Lepechiniella*.

1—3 — *Lappula tianschanica*; *5, 6* — *L. drobovii*; *14, 15* — *L. ketmenica*; *4, 7, 8* — *Lepechiniella arassanica*; *9, 10* — *L. alatavica*; *11, 12* — *L. alaica*; *13* — *L. transalaica*; *16, 17* — *L. omphaloides*. *1, 4, 13* — общий вид эрема со стороны диска; *2, 5, 15* — общий вид эрема с брюшной стороны; *9, 12* — ценобий; *3, 6, 7, 8, 10, 11, 14, 17* — фрагменты поверхности эремов с разной ультраскульптурой: *3, 10, 11, 14* — остробугорчатая с неясносетчато-шиповатой, *6* — бугорчатая с сосочково-звездчато-шиповатой, *7, 8* — ровная с неясносетчато-шиповатой; *17* — крючковатая с звездчато-шиповатой; *16* — неясноскульптурированная поверхность окрыления. Масштабные линейки: *1, 2, 4, 5, 12, 13, 15, 16* — 300 мкм; *3, 6, 7, 8, 10, 11, 14, 17* — 100 мкм; *9* — 1 мм.

Conti F., Aurelio M., Franco P. Liste Rosse Regional delle Piante d'Italia. Camerino, 1997. 139 s.
Czapody I. Védett növényeink. Budapest, 1982. 349 s.
Lişta rosie a plantelor superioare din România / Studii, sinteze, documentatii de ecologie / Ed. by M. Oltean, G. Negrean, A. Popescu, N. Roman, G. Dihoru, V. Sanda, S. Mihailescu. 1994. N 1. 52 s.
Menghini A., Bencivenga M. Nuova stazione italiana de *Bulbocodium vernum* Spreng. // Inform. Bot. Ital. 1974. Vol. 6. P. 150—153.
Menghini A., Mincigrucci G. Nuove stazioni di *Bulbocodium vernum* L. subsp. *versicolor* (Ker.-Gawl.) Richter in Umbria // Inform. Bot. Ital. 1976. Vol. 8. P. 59—61.
Pál A. Az egyhajuvirág (*Bulbocodium versicolor*) elterjedése, ökológiai sajátosságai, természetvédelmi problémái // A móra ferenc múzeum évkönyve. Természettudományi tanulmányok. Studia naturalia, 1. Szeged. 1999. P. 77—114.
Valentine D. H. Bulbocodium L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 25.
Wetschnig V. W. Chromosomenzahlen Kärntner Gefäbpflanzen (Teil 4): Karyotypmorphologie von *Bulbocodium vernum* L. (*Colchicaceae*) // Jahrg. Klagenfurt. 1992. Carinthia. Vol. 2. N 182/102. S. 535—544.

SUMMARY

The results of the study of geographical distribution, ecological and coenotic conditions of habitats, current state of the populations of *Bulbocodium versicolor* (*Melanthiaceae*) in Ukraine are presented. Recommendations on foundation of botanical reservations are submitted.

УДК 575.224.23 : 582.475.4 : 630.233 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 10

© А. В. Пименов, Т. С. Седельникова

АНОМАЛИИ МИТОЗА В ПРОРОСТКАХ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) НА ЕВТРОФНОМ ОСУШЕННОМ БОЛОТЕ

A. V. PIMENOV, T. S. SEDEL'NIKOVA. MITOTIC ANOMALIES IN *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) SEEDLINGS FROM DRAINED EUTROPHIC BOG

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912)43-36-86
E-mail: Institute@forest.akadem.ru
Поступила 23.01.2006

Установлено, что у семенного потомства деревьев в искусственном насаждении сосны обыкновенной — *Pinus sylvestris* — на евтрофном осушенном болоте встречаемость корневых меристем с аномалиями митоза значительно ниже, чем в естественной популяции этого вида, испытавшей мелиоративное стресс-воздействие. При этом лабораторная всхожесть семян существенно выше у деревьев из искусственного насаждения по сравнению с растениями из естественной популяции. В ана-телофазных клетках корневых меристем представлен широкий спектр нарушений: неправильное расхождение хромосом, многополюсный митоз, выбросы хромосом за пределы пластинки, отстающие и забегающие хромосомы, одиночные и парные мосты, С-митоз, агглютинация хромосом, комплексные мутации.
Ключевые слова: евтрофное болото, сосна обыкновенная, ана-телофазные нарушения.

Частота встречаемости и спектр хромосомных нарушений в митозе семенного потомства сосны обыкновенной характеризуют состояние генеративной сферы и отражают перспективы развития древостоев. Подобные исследования проводились в насаждениях, произрастающих на географических и экологических границах видового ареала (Муратова, 1991; Седельникова, 2003; Буторина и др., 2005), а также в условиях техногенного стресса (Муратова, Зубарева, 1990; Миронов, Панкратьева, 1999; Шафикова, Калашник, 2000; Буторина и др., 2001; Кальченко, Федотов,

2001). Большинство работ выполнялось в естественных популяциях, значительно меньшее внимание уделялось цитогенетическому изучению искусственных насаждений (Mičieta, Murin, 1997; Калашник и др., 1999). В настоящем сообщении представлены материалы сравнительного анализа аномалий митоза в семенном потомстве модельных деревьев сосны обыкновенной из естественной популяции и лесокультурного насаждения, произрастающих на евтрофном осушенном болоте.

Материал и методика

Исследования проводились в южно-таежной подзоне Западной Сибири на территории Тимирязевского лесхоза Томской обл. Изученные насаждения представляют собой сосняки вейниково-мелкотравно-крапивные, произрастающие на осушенных в 1961—1963 гг. участках глубокозалежного (7—9 м) евтрофного болота «Большое Жуковское». Образцы семян (полный урожай шишек) отбирали в сентябре 2000 г. Всего было изучено 6 модельных деревьев, которые представляют как естественную популяцию (3 особи), произраставшую на данном болоте до осушения и испытавшую мелиоративное стресс-воздействие, так и лесокультурное насаждение постмелиоративного происхождения (3 особи). Деревья из естественной популяции на момент проведения осушительных мероприятий имели 20—25-летний возраст, их высота не превышала 1.5—2.0 м. Искусственное насаждение представляет собой рядовые культуры, созданные в 1964—1966 гг. 3-летними сеянцами из семян местного суходольного происхождения. В настоящее время естественные и искусственные насаждения сосны обыкновенной соответствуют I—II классу бонитета, высота и диаметр деревьев варьируют на уровне 12—15 м и 20—27 см. Морфометрические характеристики модельных деревьев и показатели их генеративной сферы приводятся в табл. 1.

Материалом для исследования встречаемости и спектра хромосомных нарушений служили корневые меристемы прорастающих семян. Окраску материала производили 1%-м раствором ацетогематоксилина. Давленые препараты приготавливали по стандартной для хвойных методике (Правдин и др., 1972). Мутации изучали на стадии ана-телофазы (Бочков и др., 1972).

Результаты и обсуждение

Проведение осушительных мероприятий на евтрофных болотах таежной зоны приводит к их быстрому облесению за счет суходольной инвазии семян и значительного усиления ростовых процессов у немногочисленных ранее произраставших деревьев (Ефремов, 1987). На обследованном евтрофном «Большом Жуковском» болоте после осушения действительно наблюдалась резкая активизация роста аборигенных болотных особей сосны обыкновенной. Установлено, что в настоящее время по своему габитусу и параметрам генеративных органов они практически не отличаются от деревьев в искусственном насаждении. Вместе с тем лабораторная всхожесть семян оказалась существенно выше у всех изученных деревьев из искусственного насаждения по сравнению с аборигенными деревьями. У модельных деревьев № 1 и 2 из искусственного насаждения всхожесть семян почти в 2 раза превысила этот показатель у аборигенных особей (табл. 1). Возможно, тот факт, что в одних и тех же условиях произрастания деревья со сходными фенотипическими характеристиками продуцируют семена столь разного качест-

ТАБЛИЦА 1

Морфометрические характеристики и показатели генеративной сферы модельных деревьев сосны обыкновенной на евтрофном осушенном болоте

Показатели	Искусственное насаждение			Естественная популяция		
	модель 1	модель 2	модель 3	модель 1	модель 2	модель 3
Возраст дерева, лет	38	38	38	61	67	65
Высота дерева, м	14.9	12.7	13.6	13.6	14.4	14.5
Диаметр ствола, см	23.0	20.0	24.0	24.0	26.5	21.0
Протяженность кроны, м	11.5	9.1	8.9	9.2	11.0	9.4
Диаметр кроны, м	4.0	3.7	4.0	4.5	6.0	4.5
Зона мужской сексуализации кроны, м	4.0—7.5	3.8—8.0	4.7—7.2	4.4—6.4	3.4—9.2	5.1—11.4
Зона женской сексуализации кроны, м	7.5—13.3	8.0—11.9	7.2—12.8	6.4—12.1	9.2—13.8	11.4—13.3
Полный урожай шишек, шт.	602	306	42	468	286	275
Длина шишек, мм	47 ± 4.9	38 ± 4.2	46 ± 4.2	48 ± 3.8	48 ± 5.4	47 ± 4.9
Ширина шишек, мм	22 ± 2.0	19 ± 2.1	25 ± 1.9	24 ± 1.5	22 ± 2.8	22 ± 2.0
Форма апофизов шишек	f. *gibba*	f. *gibba*	f. *gibba*	f. *reflexa*	f. *reflexa*	f. *plana*
Масса 1000 шт. семян, г	6.5	6.5	7.9	6.6	6.5	8.5
Окраска семян	Черная	Черная	Черная	Черная	Коричневая	Черная
Энергия прорастания семян, %	71.7 ± 3.76	51.7 ± 8.09	26.0 ± 3.21	20.3 ± 3.84	24.3 ± 2.60	23.7 ± 4.05
Лабораторная всхожесть семян, %	85.3 ± 5.21	86.7 ± 0.33	56.7 ± 2.19	42.7 ± 2.91	44.0 ± 1.00	47.7 ± 2.40

ва, является отдаленным последствием мелиоративного стресс-воздействия, затронувшего репродуктивную сферу растений.

Для проверки данного предположения проведен анализ встречаемости и спектра ана-телофазных нарушений у семенного потомства деревьев сосны обыкновенной, переживших резкую смену гидротермического режима в результате осуществления мелиоративных работ, а также у особей в искусственном насаждении (табл. 2). Установлено, что в среднем у семенного потомства деревьев в естественной популяции частота встречаемости аномальных корневых меристем составляет 69.6 ± 10.06 %, клеток — 31.2 ± 7.43 %, что значительно выше, чем в искусственном насаждении (соответственно 48.2 ± 4.47 и 15.7 ± 3.93 %). Выявленная нами частота встречаемости аномалий митоза в целом согласуется с ранее опубликованными результатами исследований других авторов. Считается, что у сосны обыкновенной в норме уровень патологических митозов не должен превышать 5 % (Буторина и др., 2001). Действительно, в Европейской России у сосны обыкновенной даже в экстремальных эдафических условиях (на меловом субстрате) и на южной границе ареала в островных борах частота нарушений не превышает этого уровеня (Буторина, Мозгалина, 2004; Буторина и др., 2005). Более высокие значения отмечались лишь в зоне Чернобыльской АЭС — до 8 и в загрязненных районах г. Воронежа — до 17.4 % (Буторина и др., 2001; Кальченко, Федотов, 2001). Иная картина наблюдается в азиатской части ареала сосны обыкновенной. Так, в островных борах Тывы (наиболее южная точка произрастания вида) уровень аномальных митозов достигает 17.4, а в ленточных борах степных районов Алтайского края — 51.4 % (Муратова, Сунцов, 1988; Егоркина, 2003). В Челябинской обл. в условиях промышленного загрязнения уровень нарушений соответствует 17—20 % (Шафикова, Калашник, 2000).

В ана-телофазных клетках исследованных нами корневых меристем представлен широкий спектр «типичных» нарушений (табл. 2), регистрируемых у сосны обыкновенной в естественно-экстремальных условиях произрастания (Седельникова, 2003). Кроме того, в делящихся клетках нескольких проростков семян одного из деревьев лесокультурного происхождения зафиксированы аномалии «жесткого типа» — агглютинация хромосом и С-митоз. Как правило, эти летальные для клеток нарушения наблюдаются у семенного потомства в насаждениях, находящихся в условиях химического и радиационного загрязнения (Butorina, Evstratov, 1996). Кроме перечисленных нарушений, в изученных клетках обнаружены комплексные мутации — мост одиночный и забегающие хромосомы; мост парный и отстающая хромосома; неправильное расхождение хромосом и остаточное ядрышко.

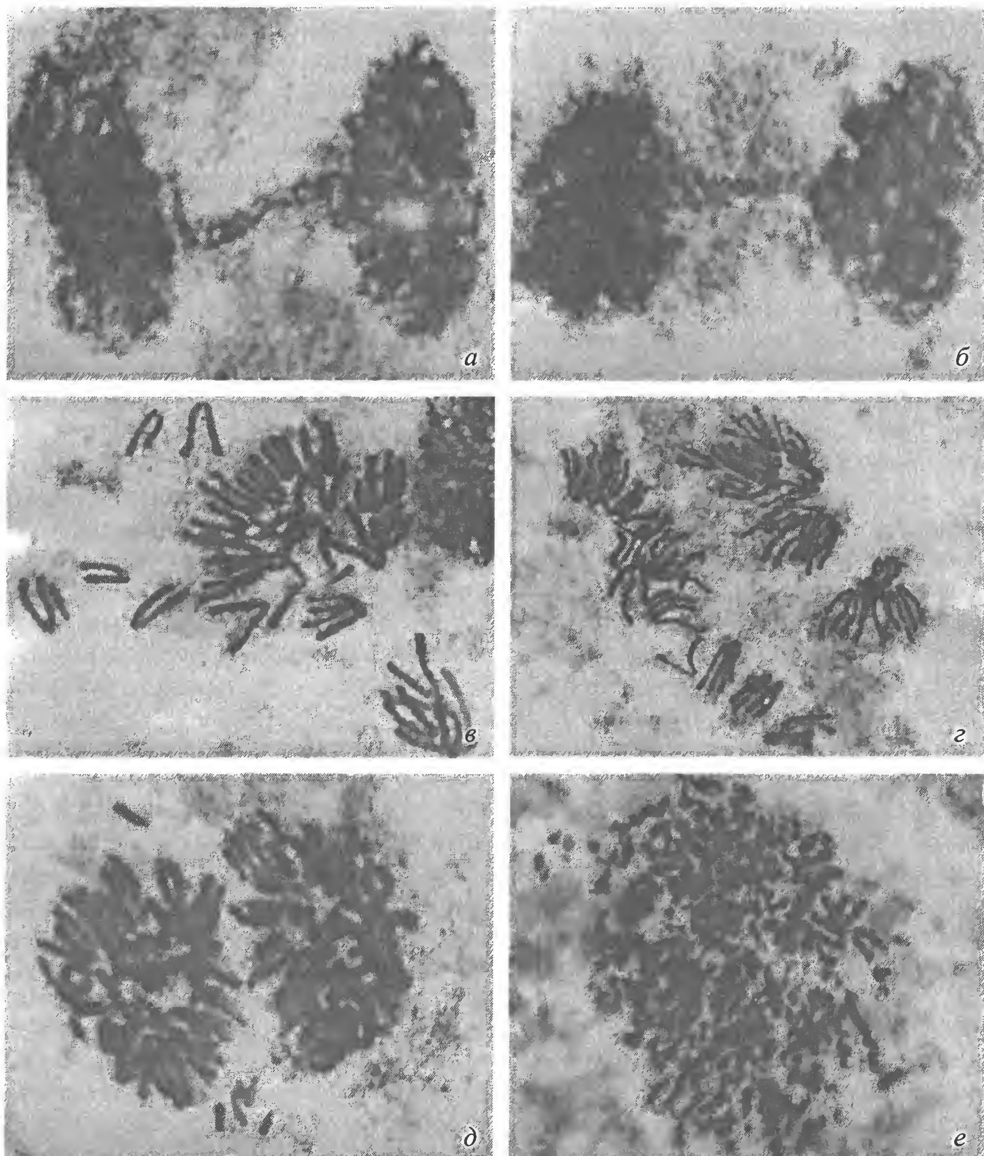
На рисунке представлены микрофотографии аномалий митоза в семенном потомстве в естественном и искусственном насаждениях сосны обыкновенной на евтрофном осушенном болоте «Большое Жуковское». Выявленные нарушения можно дифференцировать на 2 группы. 1-я включает одиночные и парные мосты, представляющие собой дицентрические хромосомы, появление которых диагностирует асимметричную транслокацию, приводящую к перераспределению генного материала между хромосомами. 2-я группа, включающая неправильное расхождение хромосом, многополюсный митоз, выбросы хромосом за пределы пластинки, отстающие и забегающие хромосомы, индицирует аномалии центромерного участка или нарушения функции сократительных белков веретена деления (Алов, 1972; Бочков и др., 1972).

В изученных препаратах преобладали аномалии митоза, характерные для 2-й группы. Известно, что расхождение неодинакового числа хромосом нередко

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость и спектр ана-телофазных нарушений в семенном потомстве модельных деревьев сосны обыкновенной на евтрофном осушенном болоте

Показатели	Искусственное насаждение			Естественная популяция		
	модель 1	модель 2	модель 3	модель 1	модель 2	модель 3
Число изученных корневых меристем, шт.	40	40	40	40	40	9
Число корневых меристем с нарушениями, шт./%	17/42.5	18/45.0	23/57.0	26/65.0	22/55.0	8/88.9
Число изученных клеток, шт.	301	310	213	244	189	32
Число клеток с нарушениями, шт./%	24/11.3	42/13.5	47/22.4	78/32.0	34/18.0	14/43.7
Типы ана-телофазных нарушений, шт./%						
Один или несколько фрагментов	2/0.7	2/0.6	2/0.9	3/1.2	—	—
Многополюсный митоз	2/0.7	2/0.6	6/2.8	6/2.4	1/0.5	—
Мост одиночный	4/1.3	—	2/0.9	2/0.8	4/2.1	1/3.1
Мост парный	—	2/0.6	1/0.5	1/0.4	2/1.1	1/3.1
С-митоз	1/0.2	—	—	1/0.4	—	—
Забегающие хромосомы	5/1.7	8/2.6	8/3.8	8/3.2	8/4.3	2/6.2
Отстающие хромосомы	—	1/0.3	1/0.5	5/2.0	1/0.5	—
Выбросы за пределы пластинки	4/1.3	4/1.2	1/0.5	14/5.7	7/3.7	4/12.5
Неправильное расхождение хромосом	10/3.4	20/6.4	25/12.0	34/13.9	9/4.8	6/18.7
Агглютинация хромосом	4/1.3	—	—	—	—	—
Остаточное ядрышко	—	2/0.6	1/0.5	—	1/0.5	—
Комплексные нарушения	2/0.7	2/0.6	—	5/2.0	1/0.5	—



Микрофотографии аномалий митоза в семенном потомстве в естественном и искусственном насаждениях сосны обыкновенной на евтрофном осушенном болоте «Большое Жуковское».

а, *б* — парные мосты в ана-телофазных клетках корневых меристем семенного потомства в естественной популяции сосны обыкновенной. Об. 90×, ок. 10×; *в* — хаотическое расхождение хромосом в ана-телофазных клетках корневых меристем семенного потомства в естественной популяции сосны обыкновенной. Об. 90×, ок. 10×; *г* — многополюсное расхождение хромосом в ана-телофазных клетках корневых меристем семенного потомства в искусственном насаждении сосны обыкновенной. Об. 90×, ок. 10×; *д* — фрагменты в ана-телофазных клетках корневых меристем семенного потомства в искусственном насаждении сосны обыкновенной. Об. 90×, ок. 10×; *е* — агглютинация хромосом в ана-телофазных клетках корневых меристем семенного потомства в искусственном насаждении сосны обыкновенной. Об. 90×, ок. 10×.

приводит к миксоплоидии, рассматриваемой как один из важных факторов эволюции древесных растений, который способствует реализации их адаптивных возможностей и повышению жизнеспособности. Преимущества миксоплоидных особей функционально обеспечиваются резервом полиплоидных клеток, обусловливающих гетерозисный эффект (Буторина и др., 1987; Буторина, 1989; Сиволапов, 1997). Имеются данные, что миксоплоидные формы в различных систематических группах древесных растений наиболее часто встречаются в экстремальных условиях произрастания (Буторина, 1985). Действительно, ранее при анализе метафазных клеток семенного потомства данных модельных деревьев было установлено, что отдельные проростки с дерева № 2 из естественной популяции являются миксоплоидными (Пименов, Седельникова, 2002). При этом для материнского растения (дерево № 2) характерны типичные признаки гетерозиса: максимальные значения диаметра ствола, протяженности и диаметра кроны (табл. 1).

Работы по изучению хромосомных нарушений у сосны обыкновенной в гидроморфных экотопах немногочисленны. В одной из них приводятся сведения о более высокой встречаемости хромосомных нарушений в метафазных клетках семенного потомства сосны обыкновенной с евтрофного осушенного болота по сравнению с суходольным происхождением (Муратова, Седельникова, 1993). В других указывается, что у сосны с «ведьминой метлой» на олиготрофном болоте частота встречаемости нарушений в ана-телофазных клетках достигает 10 % (Седельникова и др., 2000; Седельникова, Муратова, 2001). Полученные в результате настоящего исследования данные по аномалиям митоза в семенном потомстве модельных деревьев сосны обыкновенной (с учетом их габитуса и происхождения) на евтрофном осушенном болоте расширяют и дополняют имеющиеся в научной литературе сведения о цитогенетических механизмах адаптации вида к экстремальным условиям произрастания. Полученные данные могут быть использованы в селекционной и лесокультурной практике, а также при разработке мелиоративных мероприятий в гидроморфных экотопах.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность зав. Лабораторией биогеоценологии доктору биологических наук С. П. Ефремову за выбор объектов исследования и их многолетний мониторинг.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48517-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алов И. А. Цитофизиология и патология митоза. М., 1972. 263 с.

Бочков Н. П., Демин Ю. С., Лучник Н. В. Классификация и методы учета хромосомных аберраций в соматических клетках // Генетика. 1972. Т. 8. № 5. С. 133—141.

Буторина А. К. Цитогенетика хозяйственно-ценных форм карельской березы // Генетика. 1985. Т. 21. № 7. С. 1192—1198.

Буторина А. К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи соврем. биол. 1989. Т. 108. Вып. 3(6). С. 342—357.

Буторина А. К., Дерюжкин Р. И., Мурая Л. С. и др. Цитологические особенности гетерозисной лиственницы // Лесоведение. 1987. № 4. С. 82—86.

Буторина А. К., Калаев В. Н., Миронов А. Н. и др. Цитогенетическая изменчивость в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 2001. № 3. С. 216—220.

Буторина А. К., Мозгалина И. Г. Особенности цитогенетических показателей сосны меловой и сосны обыкновенной // Экология. 2004. № 3. С. 185—189.

Буторина А. К., Черкашина О. Н., Чернодубов А. И., Авдеева И. А. Изменчивость цитологических показателей семян сосны обыкновенной уникального Хреновского бора // Генетика. 2005. Т. 41. № 6. С. 778—783.

Егоркина Г. И. Изменчивость цитогенетических показателей у сосны обыкновенной в различных природно-климатических зонах Алтайского края // Кулундинская степь: прошлое, настоящее, будущее: Матер. III Междунар. науч.-практич. конф. Барнаул, 2003. С. 326—331.

Ефремов С. П. Пионерные древостои осушенных болот. Новосибирск, 1987. 249 с.

Калашник Н. А., Шафикова Л. М., Лихонос Т. А., Сагитова С. М. Индикация загрязнения окружающей среды с использованием кариологических методов // Цитология. 1999. Т. 41. № 12. С. 1065.

Кальченко В. А., Федотов И. С. Генетические эффекты острого и хронического воздействия ионизирующих излучений на *Pinus sylvestris* L., произрастающих в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС // Генетика. 2001. Т. 37. № 4. С. 437—447.

Миронов А. Н., Панкратьева Е. А. Изменчивость цитологических показателей у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) под влиянием мутагенов среды // Цитология. 1999. Т. 41. № 12. С. 1070—1071.

Муратова Е. Н. Хромосомные мутации у сосны обыкновенной в Южном Забайкалье // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991. № 5. С. 689—699.

Муратова Е. Н., Сунцов А. В. Особенности кариотипа и хромосомные аберрации // Сосна обыкновенная в Южной Сибири. Красноярск, 1988. С. 37—74.

Муратова Е. Н., Зубарева О. Н. Цитогенетическая характеристика сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в районе выбросов тепловой электростанции // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1990. № 3. С. 36—41.

Муратова Е. Н., Седельникова Т. С. Кариологическое исследование болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Экология. 1993. № 6. С. 41—50.

Пименов А. В., Седельникова Т. С. Числа хромосом представителей семейства *Pinaceae* из Западной и Средней Сибири // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 136—137.

Правдин Л. Ф., Бударагин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67—75.

Седельникова Т. С. Хромосомные и геномные мутации у сосны обыкновенной в Нижнем Поволжье // Лесоведение. 2003. № 6. С. 28—33.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. Морфологические и цитологические особенности «ведьминой метлы» сосны обыкновенной // Лесоведение. 2000. № 6. С. 78—81.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) с «ведьминой метлой», растущей на болоте // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 50—60.

Сиволапов А. И. Теоретические основы миксоплоидии древесных и ее значение в селекции // Генетика и селекция — на службу лесу: Матер. Междунар. науч.-практич. конф. Воронеж, 1997. С. 59—62.

Шафикова Л. М., Калашник Н. А. Характеристика кариотипа сосны обыкновенной при промышленном загрязнении // Лесоведение. 2000. № 2. С. 30—36.

Butorina A. K., Evstratov N. The first detected case of amitosis in pine // Forest genetics. 1996. Vol. 3. N 3. P. 137—139.

Mičieta K., Murin G. The use of *Pinus sylvestris* L. and *Pinus nigra* Arnold as bioindicator species for environmental pollution // Cytogenetic studies of forest trees and shrub species: Contributions by members of the IUFRO Cytogenetics Working Party / Ed. by Z. Borzan, S. E. Schlarbaum. Zagreb, 1997. P. 253—263.

SUMMARY

The frequency of root meristems with mitotic anomalies in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) artificial stand from drained eutrophic bog is considerably lower than that from a natural population of the species growing under the influence of amelioration stress. The laboratory germination of seeds from trees of the artificial pine stand is considerably higher in comparison with those from trees of the natural pine population. In ana-telophase cells of the root meristems of Scots pine, a broad spectrum of abnormalities has been revealed, such as irregular chromosome distribution, going ahead chromosomes, lagging chromosomes, fragments, single and double bridges, C-mitosis, chromosome agglutination, and complex mutations.

УДК 582.948.2 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 10

© С. В. Овчинникова

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСКУЛЬПТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ ПЛОДОВ У ВИДОВ ПОДТРИБЫ *ECHINOSPERMINAE* (ТРИБА *ERITRICHIEAE*, *BORAGINACEAE*)

S. V. OVCZINNIKOVA. ULTRASCULPTURAL FEATURES OF THE FRUIT SURFACE IN SUBTRIBE *ECHINOSPERMINAE* (TRIBE *ERITRICHIEAE*, *BORAGINACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3833)30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 19.04.2005
Окончательный вариант получен 13.03.2006

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа изучены поверхность и ультраскульптура перикарпия эремов у 34 видов рода *Lappula* и 7 видов рода *Lepechiniella* из трибы *Eritrichieae*. Выделено 4 типа поверхности эремов и 6 типов ультраскульптуры перикарпия, в том числе на наружной поверхности его выростов. Особенности ультраскульптуры перикарпия эремов могут быть использованы в систематике родов как на видовом, так и на более высоких уровнях. Они имеют значение для выявления путей эволюции и родственных взаимоотношений изученных таксонов с представителями других родов сем. *Boraginaceae*. Показаны связи выделенных типов ультраскульптуры, поверхности эремов и выростов околоплодника с географическим распространением видов.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, *Echinosperminae*, *Eritrichieae*, *Lappula*, *Lepechiniella*, эрем, якорные шипы и шипики, окрыление, экзокарпий, поверхность эремов, ультраскульптура перикарпия.

Триба *Eritrichieae* Benth. et Hook. отличается обилием однолетних видов, широко распространенных на территории Древнего Средиземья Старого и Нового Света. М. Г. Попов (1983), исходя из своей теории морфологической редукции в ряду от жизненной формы дерева до однолетника, считал трибу *Eritrichieae* наиболее молодой и прогрессивной. В подтрибе *Echinosperminae* Ovczinnikova однолетние и одно-двулетние виды составляют около 75 % от общего числа видов. Поповым (1983) было отмечено, что у однолетних видов чаще всего упрощается строение венчика, а плод характеризуется усложнением поверхности перикарпия, на котором в изобилии появляются всевозможные выросты — гребни, зубцы, крылья, крючки и шипики. Иными словами, в процессе эволюции увеличивалась степень скульптурированности поверхности плода.

Традиционно со времени J. G. C. Lehmann (1818) и A. P. de Candolle (1846) признаки плодов считались диагностическими в роде *Lappula* Gilib. Мною также были использованы все признаки ценобия при построении системы родов *Lappula* и *Lepechiniella* M. Pop. (Овчинникова, 2005). Род *Lappula* содержит 70 видов, распространенных в Евразии, Северной Америке, Северной Африке и Австралии. Ареал рода *Lepechiniella* с 16 видами ограничен Ирано-Туранской флористической областью. Род *Lappula* разделен мною на 8 секций, 4 из которых подразделяются на ряды. Род *Lepechiniella* включает 3 секции. Выделение секций было основано на признаках строения ценобия: форме карпобазиса, его относительной высоте по сравнению с эремами, степени прикрепления эремов к карпобазису, форме и размерах эремов, форме и расположении цикатрикса (площадки прикрепления эремов к карпобазису). При определении принадлежности к видовому ряду учитывался характер развития различных выростов и особенности скульптуры поверхности эремов, видимые в световой микроскоп. Для этого эремы 74 видов из 86 были изучены с по-

мощью лупы МБС-2 и светового микроскопа Axiolab A с программным обеспечением.

Возможность использования сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) впервые позволила получить детальную информацию об ультраскульптуре перикарпия эремов у видов родов *Lappula* и *Lepechiniella.* В задачу нашего исследования входило изучение скульптурных особенностей поверхности эремов, включая выросты, у видов из разных секций этих родов, представляющих различные группы родства, для выявления возможности использования этих признаков в систематике и для поиска возможных путей эволюции плодов в трибе *Eritrichieae* и сем. *Boraginaceae* в целом.

Материал и методика

Материалом для исследования служили зрелые плоды из коллекций Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE, г. Санкт-Петербург), Томского государственного университета (ТК, г. Томск), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK, г. Новосибирск), Института ботаники и фитоинтродукции (АА, г. Алматы, Казахстан), Научно-производственного объединения «Ботаника» (TASH, г. Ташкент, Узбекистан) и собственные сборы в Читинской обл., на Алтае и в Восточном Казахстане. Изучено 34 вида рода *Lappula* и 7 видов рода *Lepechiniella* из 58 местонахождений. Список исследованных видов приведен в таблице. Эремы исследованы с помощью сканирующего электронного микроскопа Multiscan 200 GS, LEO 420. Внешний вид эремов изучали при увеличении ×60-100, ультраскульптуру перикарпия — при увеличении ×500; в отдельных случаях для выявления особенностей ультраскульптуры поверхности шипов съемку производили при ×1370. Для выяснения масштабов вариабельности ультраскульптуры перикарпия у каждого вида просматривали поверхность диска эрема, район цикатрикса, поверхность боков, шипов, шипиков и окрыления с наружной и внутренней сторон в 3-кратной повторности. Если детали поверхности в разных частях эрема существенно различались, это учитывалось при сравнительном анализе. Для подтверждения достоверности полученных результатов эремы нескольких видов (*Lappula anisacantha*, *L. stricta*, *L. patula*, *L. macrantha*, *L. sinaica* , *L. microcarpa*) изучены в 2—3-кратных повторностях у экземпляров из различных частей ареала и разных экологических условий. При работе на СЭМ было изучено 13 видов с гетерокарпными плодами.

Для описания выростов перикарпия использовали терминологию, предложенную в анатомо-карпологических работах (Федосеева, 1935, 1963; Hilger, 1981a, b; Войтенко, Опарина, 1985; 1987; Левина, 1987; Войтенко, 1989; Овчинникова, 2000). Для описания поверхности и ультраскульптуры перикарпия эремов использовался ряд работ (Murley, 1951; Barthlott, 1981; Stearn, 1983; Boesewinkel, Bouman, 1984).

Результаты и обсуждение

Плод бурачниковых называется ценобием. Плод не является ни дробным, ни распадающимся, а опадающие его части не представляют собой орешки. Ценобием называется плод, образующийся из димерного синкарпного гинецея с ложночетырехгнездной завязью, в которой 4 односеменных эрема образуются путем выпячи-

Скульптура поверхности эремов и выростов околоплодника у видов родов *Lappula* и *Lepechiniella*

Виды	Распространение	Типы выростов околоплодника	Ультраскульптура наружной поверхности шипов и окрыления	Поверхность эремов	Ультраскульптура перикарпия
Gen. *Lappula* Gilib.					
Sect. 1. *Lappula*					
Ser. 1. *Lappula*					
L. squarrosa (Retz.) Dum.	Евразия, Африка, Северная Америка	Шипы	Мелкошиповатая и желобчатая	Остробугорчатая	Звездчато-шиповатая
**L. heteracantha* (Ledeb.) Guerke	Евразия (юг)	Чашевидное окрыление со вздутыми шипами, шипы, шипики	То же	»	То же
L. intermedia (Ledeb.) M. Pop.	Алтае-Саянская горная область	Шипы, шипики	» »	Складчато-бугорчатая	» »
Ser. 2. *Redowskianae* Ovczinnikova					
L. redowskii (Hornem.) Greene	Сибирь, Монголия, Китай, Северная Америка	Шипы	» »	Извилисто-складчато-бугорчатая	Звездчато-шиповатая
Ser. 3. *Anisacanthae* Ovczinnikova					
L. anisacantha (Turcz. ex Bunge) Guerke	Северная Азия, Китай	Шипы, шипики	Мелкошиповатая и желобчатая	Складчато-бугорчатая	Звездчато-шиповатая
L. shanhsiensis Kitagawa	Китай	То же	То же	»	То же
Ser. 4. *Strictae* M. Pop. ex Ovczinnikova					
L. stricta (Ledeb.) Guerke	Евразия (юг)	Шипы, открытые к диску	Неясноскульптурированная, желобчатая	Складчатая	Звездчато-шиповатая
L. cristata (Bunge) B. Fedtsch.	Восточный Казахстан	Узкая зубчатая кайма без якорных окончаний	Неясноскульптурированная, складчато-морщинистая	»	То же
L. physacantha Golosk.	Тянь-Шань, Саур, Алтай	Шипы	Неясноскульптурированная, желобчатая	Бугорчатая	» »

Продолжение таблицы

Виды	Распространение	Типы выростов околоплодника	Ультраскульптура наружной поверхности шипов и окрыления	Поверхность эремов	Ультраскульптура перикарпия
L. zaissanica (Aralbaev) Aralbaev	Призайсанье	Чашевидное окрыление со вздутыми шипами	Неясноскульптурированная, извилисто-морщинистая	Складчатая	Неясноскульптурированная
Ser. 5. *Patulae* Ovczinnikova					
L. patula (Lehm.) Menyharth	Африка, Евразия (юг)	Шипы, шипики	Неясноскульптурированная, желобчатая	Остробугорчатая	Звездчато-шиповатая
Sect. 2. *Omphalolappula* (Brand) Ovczinnikova					
Ser. 6. *Omphalolappula* (Brand) Ovczinnikova					
L. concava (F. Muell.) F. Muell.	Австралия	Шипы, открытые к диску	Звездчато-шиповатая	Крючковато-бугорчатая	Звездчато-шиповатая
L. balchaschensis M. Pop. ex Golosk.	Прибалхашье, Тянь-Шань, Алтае-Саяны, Китай	Узкая кайма с якорными шипиками	Звездчато-шиповатая и желобчатая	Остробугорчатая	То же
L. diploloma (Schrenk) Guerke	Восточный Казахстан	Чашевидно-вогнутое окрыление	Неясноскульптурированная	Ровная	Неясноскульптурированная
L. krylovii Ovczinnikova, A. I. Pjak et A. L. Ebel	Призайсанье, Алтай	То же	Сосочково-морщинистая	Крючковатая	Звездчато-шиповатая
L. texana Britton	Северная Америка (зап.)	» »	Звездчато-шиповатая	»	То же
Ser. 7. *Macrae* M. Pop. ex Ovczinnikova					
**L. macra* M. Pop. ex Golosk.	Прибалхашье	Шипы, шипики	Сетчато-шиповатая	Складчатая	Неясносетчато-шиповатая

Ser. 8. *Anomalolappula* M. Pop. ex Ovczinnikova					
**L. sessiliflora* (Boiss.) Guerke	Юго-Западная и Центральная Азия	Шипы, открытые к диску, шипики, чашевидное окрыление	Сосочково-звездчато-шиповатая, сетчато-звездчато-шиповатая	Мелковздуто-зернисто-крючковатая	Звездчато-шиповатая
Sect. 3. *Lipschitzia* Ovczinnikova					
L. lipschitzii M. Pop.	Приаралье	Бугорки, шипики	Звездчато-шиповатая	Бугорчатая	Звездчато-шиповатая
L. saphronovae R. Kam.	Мангышлак	То же	»	»	То же
Sect. 4. *Sclerocaryum* DC. et A. DC.					
L. ceratophora (M. Pop.) M. Pop.	Северная Африка, Юго-Западная и Средняя Азия	Бугры	Зернистая	Складчато-крупнобугорчатая	Рассеянно-зернистая
Sect. 5. Sinaicae (Riedl) Ovczinnikova					
L. sinaica (DC.) Aschers. ex Schweinf.	Синай, Средиземноморье, Юго-Западная и Центральная Азия	Бугорки, шипики	Зернистая	Выпуклохолмообразная, зернисто-бугорчатая	Сосочково-зернистая
L. occultata M. Pop.	Тянь-Шань, Памиро-Алай, Джунгария	Без выростов	—	То же	Сетчато-мелкошиповатая
L. mogoltavica M. Pop. ex Czuk.	Туркмения, Казахстан	Бугорки, шипики	Зернистая	» »	Сосочково-зернистая
Sect. 6. *Macranthae* (Reidl) Ovczinnokova					
Ser. 9. *Macranthae* (Riedl) Ovczinnikova					
L. macrantha (Ledeb.) Guerke	Казахстан, Монголия, Китай	Шипы, шипики	Неясноскульптурированная, желобчатая	Рассеянно-остробугорчатая	Неясносетчато-шиповатая
Ser. 10. *Semiglabrae* Ovczinnikova					
L. semiglabra (Ledeb.) Guerke	Северная Африка, Евразия (юг)	Шипы, шипики	Неясноскульптурированная, желобчатая	Рассеянно-остробугорчатая	Звездчато-шиповатая

Продолжение таблицы

Виды	Распространение	Типы выростов околоплодника	Ультраскульптура наружной поверхности шипов и окрыления	Поверхность эремов	Ультраскульптура перикарпия
			Ser. 11. *Lipskyanae* Ovczinnikova		
**L. lipskyi* M. Pop.	Призайсанье	Чашевидное окрыление, шипики	Сетчато-шиповатая и желобчатая	Рассеянно-островбугорчатая	Неясносетчато-шиповатая
			Sect. 7. *Rupestres* Ovczinnikova		
L. nuratavica Nabiev ex Zak.	Памиро-Алай (Нуратау)	Шипики	Сетчато-шиповатая и желобчатая	Остробугорчатая	Неясносетчато-шиповатая
			Sect. 8. *Microcarpae* (M. Pop.) Ovczinnikova		
			Ser. 12. *Microcarpae* M. Pop.		
**L. microcarpa* (Ledeb.) Guerke	Средняя и Центральная Азия	Шипы, шипики	Звездчато-шиповатая	Остробугорчатая	Сосочково-звездчато-шиповатая
**L. ketmenica* Kudabaeva	Тянь-Шань (Кетменьтау)	Чашевидное окрыление со вздутыми шипами, шипы, шипики	Сетчато-шиповатая	»	Неясносетчато-шиповатая
			Ser. 13. *Tianschanicae* M. Pop. ex Ovczinnikova		
**L. tianschanica* M. Pop. ex Zak.	Тянь-Шань, Джунгарский Алатау, Саур, Тарбагатай, Кашгария	Шипы, шипики	Сетчато-шиповатая	Остробугорчатая	Неясносетчато-шиповатая
**L. tadshikorum* M. Pop.	Памиро-Алай, Тянь-Шань, Синьцзян, Западные Гималаи	То же	»	»	То же

		Ser. 14. *Popovianae* Ovczinnikova			
L. drobovii M. Pop.*	Памиро-Алай, Тянь-Шань	Чашевидно-вогнутое окрыление, шипики	Звездчато-шиповатая	Остробугорчатая	Сосочково-звездчато-шиповатая
L. rupicola Zak.*	Памиро-Алай	Шипики	»	»	То же
		Gen. *Lepechiniella* M. Pop. **Sect. 1. *Lepechiniella***			
L. sarawschanica (Lipsky) M. Pop.	Памиро-Алай	Прямое окрыление по краю с шипиками	Извилисто-морщинистая	Ровная	Сетчато-шиповатая
L. arassanica (B. Fedtsch.) M. Pop.	Западный Тянь-Шань	Прямое окрыление	»	»	То же
		Sect. 2. *Lophopterae* M. Pop.			
L. transalaica (B. Fedtsch.) M. Pop.*	Памиро-Алай	Складчато-зубчатое прямое окрыление	Неясно-скульптурированная	Рассеянно остробугорчатая	Неясносетчато-шиповатая
L. alaica M. Pop.*	»	То же	»	» »	То же
L. alatavica (Golosk.) Ovczinnikova*	Джунгарский Алатау	» »	»	» »	» »
		Sect. 3. *Kazachstanicae* Ovczinnikova			
L. omphaloides (Schrenk) M. Pop.	Прибалхашье	Чашевидное окрыление	Неясно-скульптурированная	Крючковато-остробугорчатая	Звездчато-шиповатая
L. michaelis Golosk.	Джунгарский Алатау	Зубчатое прямое окрыление	Сетчато-шиповатая	Рассеянно остробугорчатая	Неясносетчато-шиповатая

Примечание. * — виды, для которых характерна гетероэремокарпия.

вания и отделяются при созревании вместе с семенем с боковых сторон каждого плодолистика. На брюшной стороне эрема имеется рубчик или цикатрикс на месте его прикрепления к плоду — высокому узкоконическому или шиловидному карпобазису (Смирнова, Каден, 1977).

Детальное карпологическое изучение показало, что в родах *Lappula* и *Lepechiniella* эремы прямые, яйцевидные, дорсивентрально сжатые, в поперечном сечении трехгранные, мелкие 1.5—4 мм дл., с брюшным килем, заканчивающимся цикатриксом. Цикатрикс ланцетовидный, яйцевидный или треугольный, выпуклый, расположен базально или суббазально. Плоская спинная площадка (диск) ограничена двумя ребрами, или краями. По краям диска обычно располагается 1—3 ряда якорных шипов, шипиков или бугров без якорной головки. Реже по краю диска поднимается узкое или широкое кожистое окаймление, на котором сидят якорные шипики. Для многих видов характерна гетероэремокарпия, когда эремы в одном ценобии различаются морфологически (табл. II, *11*) и анатомически.

В перикарпии эремов можно различить экзокарпий, клетки которого покрыты кутикулой, паренхимный мезокарпий и склеренхимный эндокарпий (Федосеева, 1935; Войтенко, Опарина, 1987). Экзокарпий состоит из колонковидных клеток с выростами на наружных стенках. Бугорки образуются благодаря неодинаковой высоте его клеток (табл. II, *8*, *13*; III, *4*). Бугорки собраны в округлые группы, состоящие в центре из более высоких клеток, а на периферии из более низких. У шипов верхушечные клетки заканчиваются загнутыми крючками. Кроме бугорков на поверхности образуются крючочки — изогнутые выросты наружных стенок клеток (табл. I, *12*; II, *3—5*; III, *6*, *15*; IV, *14*, *17*). Шипики — многоклеточные, короткие, конические, сильно расширенные при основании выросты, свободная часть которых образована только клетками экзокарпия. Выросты заканчиваются якорной головкой, образуют центральный продольный гребень диска и располагаются также на боковых поверхностях эрема или окрыления (табл. I, *7*; II, *9*; III, *14*). Их внутренняя структура однообразная. Шипы — сравнительно длинные выросты, расширенные при основании, постепенно суженные к верхушке, образованные по всей длине клетками экзокарпия и мезокарпия, заканчиваются якорной головкой и располагаются по краям диска и иногда по бокам эремов. Шипы могут быть длинные, внутри полые. Паренхима их мезокарпия располагается по всей длине (табл. III, *5*, *9*). У более коротких шипов из-за разрыва экзокарпия и мезокарпия полость шипа оказывается открытой к диску эрема (табл. I , *3*; III, *6*). Окрыление или крыло — узкая или высокая кайма разной формы, окружающая диск и образованная экзокарпием и мезокарпием. Невысокое прямое окрыление анатомически сходно со строением шипа. Высокое, слегка чашевидное окрыление имеет экзокарпий лишь на наружной поверхности (табл. I, *6*; II, *14*; III, *7*; IV, *15*). Чашевидно-вогнутое окрыление с сильно загнутой внутрь закраиной анатомически сходно с высоким окрылением (табл. I, *5*; II, *2*, *7*). Как показали анатомические исследования (Федосеева, 1935), внутренняя структура перикарпия изменяется гораздо медленнее, нежели внешняя. Выявленные типы перикарпия характеризуют ранг триб, принятых в системе сем. *Boraginaceae* (Федосеева, 1963). Так, у представителей трибы *Cynoglosseae* DC. обнаружен толстостенный одревесневший экзокарпий, частично редуцированный у видов родов *Lappula* и *Asperugo* L. из трибы *Eritrichieae*. У других представителей бурачниковых такой экзокарпий не отмечен. А. И. Федосеевой (1935) было показано, что строение экзокарпия не является приспособлением к определенным факторам, а, скорее, является признаком, перешедшим по наследству от древних, исходных для семейства типов плода.

Различия в скульптуре перикарпия обусловливаются различными комбинациями одних и тех же клеток. Эремы каждого вида характеризуются своим собственным набором выростов перикарпия, и наиболее существенные различия между ними связаны с особенностями этих выростов и их сочетанием на поверхности эремов. Именно эти скульптурные образования подвергались активному изменению в процессе эволюционного развития.

При характеристике поверхности эремов мы различаем 2 уровня этого признака: поверхность эремов, видимую при меньшем увеличении, или «cell arrangement», по терминологии W. Barthlott (1981), и ультраскульптуру перикарпия, или первичную скульптуру, — «primary sculpture», по терминологии этого же автора.

Можно выделить 4 типа поверхности эремов: I тип — ровная поверхность без скульптурных образований (табл. IV, *4*, *7*, *8*); II тип — складчатая (табл. I, *3*, *5—7*), включает извилисто-складчатобугорчатую поверхность со скоплениями бугорков в виде извилин или складок и складчато-крупнобугорчатую поверхность, покрытую складками и заметными буграми без якорной головки (табл. III, *1*); III тип — бугорчатая, с разной высотой бугорков (табл. III, *3*, *4*; IV, *5*, *6*), которые чаще всего имеют заостренную верхушку (остробугорчатая поверхность — табл. I, *2*, *12*, *13*; III, *6*, *12* , *15*; IV, *3*, *10*, *11*) или заканчиваются крючком (крючковатобугорчатая поверхность — табл. I, *7*, *12*; II, *3—5*; III, *14*; IV, *14*, *17*). К этому же типу мы относим мелковздуто-зернисто-крючковатую поверхность (табл. II, *12*). IV тип — холмообразная зернистобугорчатая поверхность образована выпуклыми площадками, в центре которых расположены зернистые бугорки со слабым заострением на верхушке (табл. II, *13*, *15*, *16*).

У исследованных видов можно выделить 6 основных типов ультраскульптуры перикарпия: I тип — звездчато-шиповатая, покрытая кутикулой и множеством мелких шипиков со звездчатым окончанием (табл. I, *2*, *4*, *8*, *12*; II, *4* , *5*, *8*, *9*, *12*; III, *4*, *10*; IV, *6*, *17*). К этому же типу можно отнести сосочково-звездчато-шиповатую ультраскульптуру со множеством мелких сосочков, звездчатых шипиков на ножке и образованиями, переходными между сосочком и шипиком (табл. II, *12*; III, *15*; IV, *6*). II тип — неясносетчато-шиповатая ультраскульптура — характеризуется слабо выраженными границами вытянутых ромбовидных клеток экзокарпия с погруженными антиклинальными стенками (АС) и выпуклыми наружными периклинальными стенками (НПС), несущими простой острый шипик (табл. I, *7*; III, *6*, *12*, *14*; IV, *3*, *7*, *8*, *10*, *11*, *14*). III тип — неясноскульптурированная поверхность экзокарпия с ровным слоем кутикулы без скульптурных элементов (табл. I, *9*; IV, *16*). Этот тип характерен для наружной поверхности окрыления у многих видов, так же как и IV тип. Последний характеризуется морщинистой ультраскульптурой с двумя вариантами: складчато-морщинистой и извилисто-морщинистой. V тип — зернистая и сосочково-зернистая ультраскульптура лишена хорошо различимого клеточного строения и состоит из мелких сосочков и зернистых образований (табл. II, *16*; III, *2*).

В скульптуре поверхности выростов околоплодника встречаются все характерные для поверхности эремов типы ультраскульптуры, а также выявлен особый вариант IV типа — сосочково-морщинистая ультраскульптура окрыления (табл. II, *3*). Кроме того, на наружной поверхности всех выростов околоплодника хорошо различимы вытянутые, веретеновидные или продолговатые клетки с погруженными АС и плоскими или сильно выпуклыми НПС. Когда клетки располагаются ровными рядами, образуется VI тип — желобчатая ультраскульптура. Если НПС покрыты мельчайшими шипиками, образуется мелкошиповатая ультраскульптура, которую мы относим ко II типу.

Характеристика видов по признакам ультраскульптуры перикарпия, типа поверхности эремов и выростов околоплодника отражена в таблице, в которой также приводятся данные о распространении видов и о наличии или отсутствии гетероэремокарпии. Изученные виды расположены по предложенной мною системе (Овчинникова, 2005).

Обсуждение результатов

Как видно из таблицы, звездчато-шиповатый тип ультраскульптуры перикарпия характерен в основном для видов 3 секций рода *Lappula*: *Lappula*, *Omphalolappula*, *Lipschitzia*. Практически для всех видов секции *Lappula* характерна извилисто-складчатобугорчатая или остробугорчатая поверхность эремов. Выделяются виды *L. stricta* и *L. cristata*, имеющие звездчато-шиповатую ультраскульптуру и складчатую поверхность без крупных скульптурных образований (табл. I, *3—5*, *8*). В этой секции выявлен особый ровный неясноскульптурированный тип поверхности, характерный только для призайсанского эндемика *L. zaissanica* (табл. I, *6*, *9*). Подобный тип поверхности выявлен у *L. diploloma* из секции *Omphalolappula.* Оба вида обитают на песках Восточного Казахстана, но не состоят в близком родстве, так как имеют разный тип окрыления и отличаются по признакам венчика. Для остальных видов ряда *Omphalolappula* одноименной секции характерна крючковато-бугорчатая поверхность эремов с звездчато-шиповатой ультраскульптурой перикарпия. Особым типом ультраскульптуры поверхности окрыления отличается вид *L. krylovii*, обитающий на пестроцветных глинах в зоне полупустыни в Горном Алтае и Призайсанье (табл. II , *1—4*). Элементы звездчато-шиповатого типа ультраскульптуры проявляются у видов других секций рода *Lappula* и даже у одного вида рода *Lepechiniella* — например, в секции *Macranthae* у вида *Lappula semiglabra*, в секции *Microcarpae* у *L. microcarpa* и видов ряда *Popovianae*, а также у вида *Lepechiniella omphaloides* из секции *Kazachstanicae* (табл. III, *9*, *10*, *15*, *16*; IV, *5*, *6*, *16*, *17*). Виды всех этих секций являются характерными представителями территории Древней Ангариды, расширившие свой ареал на территорию Древнего Средиземья Старого и Нового Света.

Неясносетчато-шиповатый тип ультраскульптуры перикарпия эремов также широко представлен у видов изучаемых родов. В роде *Lappula* он характерен для большинства видов секций *Macranthae*, *Rupestres*, видов ряда *Tianschanicae* и *L. ketmenica* из секции *Microcarpae.* В роде *Lepechiniella* этот тип ультраскульптуры перикарпия также характерен для всех изученных видов, кроме упомянутого выше *L. omphaloides* (табл. III, *5—8*, *11—14*; IV, *1—4*, *7—15*). Эремы *Lappula macra* из секции *Omphalopappula*, кроме того, имеют складчатую поверхность боковых сторон и крючковато-бугорчатую поверхность диска с неясносетчато-шиповатым типом ультраскульптуры (табл. I, *7*, *10*, *11*), как и представители секции *Macranthae*, что вполне согласуется с нашим предположением о гибридном происхождении этого вида от скрещивания *L. duplicicarpa* из секции *Macranthae* с *L. balchaschensis* из секции *Omphalolappula.* Виды этой группы распространены по южной оконечности Древней Ангариды и занимают бóльшую часть территории Древнего Средиземья. Вероятнее всего, они развивались независимо от пе́рвой группы видов со звездчато-шиповатой ультраскульптурой перикарпия и имеют иные предковые формы.

Сосочково-зернистый тип ультраскульптуры перикарпия, соответствующий 2 типам поверхности эремов, характерен для видов 2 секций рода *Lappula*: *Sclero-*

caryum и *Sinaicae*, достаточно обособленных и по другим морфологическим признакам ценобия и цветка. Они занимают ареал от Северной Африки до Монголии. Результаты изучения плодов с помощью СЭМ ясно показали, что представители секции *Sinaicae* по особенностям как поверхности, так и ультраскульптуры перикарпия отличаются от *L. lipschitzii* (табл. II, *13*, *15*, *16*; III, *3*, *4*), хотя М. Г. Попов (1953) относил их к одному ряду *Sinaicae* M. Pop.

У изученных видов с гетерокарпными плодами выявлено 2 типа гетероэремокарпии с 2 (табл. III, *7*, *11*) и 3 (табл. I, *10*, *11*; II, *11*) различающимися по строению эремами в одном ценобии. При анализе результатов наблюдений ультраскульптуры перикарпия эремов оказалось, что по этому признаку разнотипные в ценобии эремы не различаются. Хотя ультраскульптура поверхности шипов и окрыления у эремов в одном ценобии может различаться, как например у вида *Lappula sessiliflora* (табл. II, *10—12*, *14*), у которого чашевидное окрыление имеет сетчатую ультраскульптуру с погруженными АС и выпуклыми НПС, несущими на поверхности звездчатые шипики, а шипы эремов с открытой полостью (из-за разрыва экзокарпия) покрыты веретеновидными клетками, несущими звездчатые шипики на ножке. В основании шипы эремов покрыты зернистыми, вздутыми, на конце заостренными бугорками. Такой же тип поверхности характерен для спинной и брюшной сторон эремов.

В результате наших исследований была подтверждена правомочность выделения секций и рядов в родах *Lappula* и *Lepechiniella*, показано близкое родство видов *Lappula stricta* и *L. cristata*. Особенности строения плодов и ультраскульптуры перикарпия могут говорить о возможной гибридной природе видов *Lappula macra*, *L. ketmenica* и *L. lipskyi*. Изучение признаков поверхности эремов подтвердило справедливость отнесения вида *L. rupicola* к ряду *Popovianae*, хотя автор вида К. З. Закиров считал его близким к *L. tadshikorum*. Показано, что *Lepechiniella michaelis* имеет общие корни с видами из секции *Macranthae* рода *Lappula*.

Анализ полученных результатов карпологического исследования в родах *Lappula* и *Lepechiniella* с помощью СЭМ показал, что ультраскульптура перикарпия эремов является наиболее консервативным морфологическим признаком плода, позволяющим использовать его в систематике на видовом и более высоких уровнях, а также для выявления путей эволюции и родственных взаимоотношений таксонов как внутри трибы *Eritrichieae*, так и сем. *Boraginaceae* в целом.

Благодарности

Выражаю благодарность сотруднику Института гидродинамики СО РАН Я. Л. Лукьянову за помощь при работе на СЭМ и Т. И. Кравцовой за консультации и помощь при подготовке статьи к печати.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48493).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Войтенко В. Ф. Гетерокарпия у покрытосеменных растений: анализ понятия; классификация, терминология // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 281—296.

Войтенко В. Ф., *Опарина С. Н.* Гетерокарпия в семействе *Boraginaceae* // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 865—875.

Войтенко В. Ф., *Опарина С. Н.* Анатомический анализ гетерокарпии в семействе *Boraginaceae* // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 569—580.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

Овчинникова С. В. Система рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 77—87.

Овчинникова С. В. Система подтрибы *Echinosperminae* (триба *Eritrichieae*, *Boraginaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 8. С. 1153—1172.

Попов М. Г. Липучка — *Lappula* Gilib., Лепехиниелла — *Lepechiniella* M. Pop. // Флора СССР. М.; Л., 1953. Т. 19. С. 387—479.

Попов М. Г. Опыт восстановления филогенетической истории семейства бурачниковых (*Boraginaceae* s. s.) на основе теоретических построений // Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Киев, 1983. Ч. 2. С. 361—447.

Смирнова С. А., *Каден Н. Н.* Применение цифрового политомического ключа для определения родов сорных бурачниковых СССР по плодам // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1977. № 4. С. 30—37.

Федосеева А. И. К анатомо-карпологической характеристике сем. *Boraginaceae* // Тр. Воронеж. гос. ун-та. Т. 7. С. 43—67.

Федосеева А. И. Некоторые вопросы систематики бурачниковых в свете микрокарпологии // Изв. Воронеж. отд. бот. об-ва. 1963. С. 86—92.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Boesewinkel F. D., *Bouman F.* The seed: structure / Ed. by B. M. Johri. Embryology of angiosperms. Berlin, 1984. P. 567—610.

Candolle A. P. de. Echinospermum Lehm. // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1846. Pars 10. P. 135—143.

Hilger H. H. Die Perikarpentwicklung geflugelter Klausen aus dem *Paracaryum* Verwandtschaftskreis (*Cynoglosseae*, *Boraginaceae*) // Plant Syst. Evol. 1981a. Vol. 138. P. 73—88.

Hilger H. H. Entwicklungstendenzen in Fruchtbau der anemochoren Boraginaceen Gattungen *Mattiastrum* und *Paracaryum* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1981b. Bd 94. H. 4. S. 677—687.

Lehmann J. G. C. Plantae e familia Asperifoliarum nuciferae. Berolini, 1818. 478 p.

Murley M. R. Seeds of the *Cruciferae* of Northeastern North America // Amer. Midl. Nat. 1951. Vol. 46. N 1. P. 1—81.

Stearn W. T. Botanical latin. London, 1983. 566 p.

SUMMARY

The results of a detailed SEM study of nutlet morphology, surface of fruits and ultrasculpture of the pericarp in 34 species of the genus *Lappula* and 7 species of the genus *Lepechiniella* are presented for the first time for these taxa. Six types of the pericarp ultrasculpture are distinguished, and four types of the nutlet surface are defined. It was concluded that characters of fruit morphology are sufficiently effective at the specific and supraspecific level for the purposes of *Lappula* and *Lepechiniella* taxonomy. Features of the fruit surface and the pericarp ultrasculpture have important significance for elucidation of the evolution and relationships among taxa in the tribe *Eritrichieae* and the family *Boraginaceae.* Relations between the geographical distribution and types of the pericarp ultrasculpture, fruit surface and appendages of nutlets are shown.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.751.2 (282.257.5)

© Д. Ю. Цыренова

КОНСПЕКТ РОДА *GERANIUM* (*GERANIACEAE*) БАССЕЙНА АМУРА

D. Ju. TZYRENOVA. CONSPECTUS OF THE GENUS *GERANIUM* (*GERANIACEAE*) OF THE AMUR RIVER BASIN

ГОУ ВПО Дальневосточный государственный гуманитарный университет, кафедра ботаники
680000 Хабаровск, ул. Карла Маркса, 68
Факс (4212) 21-01-00
E-mail: Duma@mail.ru
Поступила 23.01.2006

Изложены результаты таксономической ревизии рода *Geranium* бассейна Амура, включая его российскую, китайскую и монгольскую территории. Дан конспект рода, включающий 19 видов, относящихся к 8 секциям типового подрода (*Eriantha* — 4 вида, *Sobolifera* — 2, *Dahurica* — 3, *Orientalia* — 1, *Geranium* — 2, *Recurvata* — 2, *Palustria* — 3, *Sibirica* — 2 вида). Приводится ключ для определения видов, синонимика, типы, сведения об экологии и географическом распространении.
Ключевые слова: *Geranium*, *Geraniaceae*, виды, таксономия, география, распространение, бассейн Амура, Россия, Северо-Восточный Китай, Восточная Монголия.

Бассейн Амура расположен между 56°00′—42°20′ с. ш. и 115°38′—140°45′ в. д. и занимает площадь 1855 тыс. км². Он охватывает территории трех государств — Российской Федерации, Китайской Народной Республики и Монгольской Народной Республики. Площадь российской части бассейна — 1003 тыс. км² (54 % всей территории бассейна). Российская часть включает в себя Агинский Бурятский автономный округ, всю Еврейскую автономную область, бóльшую часть Читинской и Амурской областей, Приморского и Хабаровского краев. Китайская часть бассейна составляет 820 тыс. км² (44 % всей территории бассейна). Это Северо-Восточный Китай (включая всю провинцию Хэйлунцзян и часть провинции Гирин (Цзилин) и Внутреннюю Монголию). Монгольская часть бассейна охватывает всю территорию аймаков Хэнтэй и Сухэ-Батор: 32 тыс. км² (2 % всей территории бассейна) (Географический..., 2003).

В связи с реализацией региональной Программы комплексного изучения бассейна Амура под инициативой президиума ДВО РАН нами была проведена таксономическая ревизия рода *Geranium* L. (*Geraniaceae*) на территории бассейна.

Приводимый ниже конспект является результатом критического изучения материалов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) в г. Санкт-Петербурге, в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН (MHA) в г. Москве, в Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова (MW), в Биолого-почвенном институте ДВО РАН (VLA) в г. Владивостоке и в Институте общей и экспериментальной биологии СО РАН (UUH) в г. Улан-Удэ. Кроме того, были изучены гербарные материалы других научных и учебных учреждений региона: Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО РАН в г. Владивостоке, Институте водных и экологических проблем ДВО РАН в г. Хабаровске, Дальневосточного научно-исследовательского институ-

та лесного хозяйства в г. Хабаровске, Хабаровского государственного педагогического университета, Забайкальского государственного педагогического университета в г. Чите и Амурского государственного университета в г. Благовещенске. Проанализированы собственные материалы, собранные во время экспедиционных поездок в период 1983—2005 гг. в Читинской и Амурской областях, в Хабаровском и Приморском краях. Были привлечены литературные источники и на китайском языке — «Clavis plantarum Chinae boreali-orientalis» (Fu, 1995), «Flora Reipublicae Popularis Sinacae», Т. 43(1) (Xu, Huang, 1998), выборочный перевод которых был любезно сделан преподавателями факультета восточных языков Дальневосточного государственного гуманитарного университета.

Распространение видов в российской части бассейна Амура дается по районам, принятым в изданиях «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Харкевич, 1985) и «Флора Сибири» (Пешкова, 1996).

Gen. *Geranium* L., 1753, Sp. Pl.: 676; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 306.
Лектотип (Hanks, Small, 1907) : *G. sylvaticum* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Цветоносы многочисленные, скучены на верхушке стебля в виде зонтиковидного соцветия . . . 2.
— Цветоносы равномерно расположены по стеблю и выходят по одному из пазух листьев . . . . . 9.
2. В опушении растений железистые (головчатые) волоски отсутствуют; цветки бледно-синие до густо-лиловых, на коротких прямых цветоножках, многочисленные, собраны в щитковидно-метельчатые соцветия . . . . 2. *G. pseudosibiricum*.
— Железистые волоски в опушении всегда присутствуют . . . . 3.
3. Цветки слабо раскрытые, колокольчатые; лепестки на верхушке выемчатые; цветоножки, кроме простых волосков, густо покрыты отстоящими железистыми волосками с темно окрашенными головками . . . . 1. *G. krylovii*.
— Цветки более-менее широко раскрытые; лепестки на верхушке цельные или слегка выемчатые . . . 4.
4. Тычиночные нити в нижней трети внезапно расширенные, по краю реснитчатые, в основании с двумя пучками жестких волосков; цветоножки при плодах отклоненные вниз . . . . 5.
— Тычиночные нити от середины к основанию постепенно расширенные, снаружи с длинными оттопыренными волосками 3—5 мм дл.; цветоножки при плодах прямостоячие . . . . 6.
5. Стебель в нижней части опушен длинными простыми отстоящими или слегка отогнутыми волосками; цветоножки заметно длиннее прицветников . . . . 7. *G. pratense*.
— Стебель в нижней части с короткими простыми отстоящими волосками, образующими бархатистое опушение, или они опушены прижатыми вниз направленными волосками; цветоножки обычно не длиннее прицветников . . . . 8. *G. transbaicalicum*.
6. Железистые волоски только на створках плода; лепестки от середины к основанию заметно суженные; доли листа продолговато-удлиненные, в верхней трети перистонадрезанные, не налегающие друг на друга . . . . 5. *G. elatum*.
— Цветоносы, цветоножки, чашелистики и створки плода железистоопушенные . . . . 7.
7. Пластинки нижних стеблевых листьев 5—7-лопастные; доли их яйцевидные, неглубоко 2—3-раздельные, по краям крупнозубчатые. Растения широколиственных лесов . . . 6. *G. eriostemon*.
— Пластинки нижних стеблевых листьев 5—7-раздельные до четверти пластинки или рассеченные почти до основания; доли их глубоко перистонадрезанные с дву- или трехзубчатыми конечными дольками . . . . 8.
8. Железистые волоски на цветоносах жесткие, оттопыренные; тычиночные нити постепенно расширенные книзу, длинноволосистые на спинке; лепестки с заметным ноготком; чашелистики на верхушке с остью до 0.5 мм дл. Растения таежных и смешанных лесов . . . . . 4. *G. orientale*.
— Железистые волоски на цветоносах мягкие и изогнутые; тычиночные нити внизу внезапно расширенные, реснитчатые по краям и длинноволосистые на спинке; лепестки без заметного ноготка; чашелистики на верхушке с остью 2—6 мм дл. Растения скалистых береговых склонов и горных тундр . . . . 3. *G. erianthum*.
9(1). Лепестки равны чашелистикам или незначительно их превышают . . . . 10.
— Лепестки вдвое длиннее чашелистиков . . . . 12.
10. Цветоносы обычно с 2 цветками; нижние стеблевые листья 5-раздельные, все остальные листья 3-раздельные; доли яйцевидные, в верхней половине крупнозубчатые; нижнее междоузлие с примесью длинных изогнутых железистых волосков . . . . 19. *G. wilfordii*.

— Цветоносы с 1(2) цветками . . . . 11.

11. Пластинки листьев снизу опушены равномерно по всей поверхности; опушение стебля густое, из отклоненных книзу волосков; нижние стеблевые листья 5-раздельные с широкоромбическими, близко соприкасающимися долями; основание пластинки глубоко выемчатое; цветоносы и цветоножки обычно хорошо развитые . . . . 17. *G. sibiricum.*

— Пластинки листьев снизу опушены только по жилкам; опушение стебля негустое, из прижатых и полусогнутых волосков; стеблевые листья преимущественно 3-раздельные, с расставленными, не соприкасающимися друг с другом узкоромбическими в очертании долями, в основании слабо выемчатые; цветоносы большей частью редуцированные, цветоножки одиночные . . . . 18. *G. amurense.*

12. Корни веретеновидно (в средней части) утолщенные . . . . 13.

— Корни шнуровидно (равномерно по длине) утолщенные . . . . 15.

13. Побеги лежачие; пластинки листьев мелкие, 1.5—2 см дл., 2—3 см шир., в очертании почковидно-округлые, 5—7-раздельные; доли их обратнояйцевидные, в верхней части неравно-зубчато надрезанные; нижние боковые доли листа низбегающие вдоль черешка и заходящие друг за друга. Растения горных лугов . . . . 16. *G. paishanense.*

— Побеги прямостоячие; доли листа не соприкасающиеся друг с другом; ноготок лепестка опушен негустыми, слегка извилистыми волосками . . . . 14.

14. Листья глубоко 5—7-раздельные или рассеченные, доли их узколанцентные, в нижней трети перистонадрезанные на ланцетно-линейные расставленные цельные дольки; пластинки листьев снизу с рассеянным опушением по всей поверхности; длина нижнего междоузлия стебля наибольшая . . . . 14. *G. dahuricum.*

— Листья 3—5-раздельные, доли их продолговато-клиновидные, в верхней половине тройчатонадрезанные на цельные или с 1—2 зубцами дольки; пластинки листьев снизу с густым войлочным опушением; междоузлия стебля более-менее одинаковой длины . . . . 15. *G. krameri.*

15. Лепестки в нижней трети с внутренней стороны опушены редкими извилистыми длинными волосками, кроме того, в основании с двух стороны с пучком густых коротких волосков, с «бородкой» . . . . 16.

— Лепестки с иным опушением . . . . 17.

16. Растения с прямостоячими и длинными полегающими побегами; цветки ярко-малиновые; опушение редкое прижатое. Лугово-болотные растения . . . . 12. *G. soboliferum.*

— Растения только с прямостоячими побегами; цветки бледно-розовые (иногда белые), по жилкам интенсивно окрашенные; опушение густое жесткое. Лесостепные растения . . . 13. *G. sieboldii.*

17. Доли листа широкояйцевидные, тесно соприкасающиеся или налегающие друг на друга, неглубоко тройчато-лопастные, дольки равномерно закругленно-зубчатые; нижние боковые доли в месте перехода в черешок заходящие друг за друга. Растения горных широколиственных лесов . . . . 11. *G. koreanum.*

— Доли листа клиновидные или обратнояйцевидные, далеко расставленные друг от друга, в верхней части 2—3-лопастные, дольки с редкими крупными зубцами . . . . 18.

18. Опушение растения бархатистое из коротких оттопыренных мягких волосков; побеги в узлах коленчатые и утолщенные, внизу коричневатые; прилистники сросшиеся, широкие в основании, с двунадрезанной верхушкой, бурые. Лугово-болотные растения . . . . . 9. *G. wlassowianum.*

— Опушение растения щетинистое из длинных жестких волосков; побеги в узлах не коленчатые и неутолщенные, зеленые; прилистники свободные, узколанцетные, зеленоватые. Лесные растения . . . . 10. *G. maximowiczii.*

Subgen. *Geranium.*

Тип: лектотип рода.

Sect. 1. *Geranium.*

Корни шнуровидные, равномерно утолщенные. Стебли прямые, облиственные. Листья глубоко рассеченные на 5—7(9) долей, самые верхние — на 3 доли. Доли листа широкоромбические или продолговато-яйцевидные, перистонадрезанные. Цветки многочисленные, в зонтиковидном, довольно сильно разветвленном верхушечном соцветии. Цветоносы и цветоножки опушены простыми и железистыми (головчатыми) волосками (редко они лишены железистого опушения), при цветках и плодах прямостоячие. Тычиночные нити постепенно расширенные книзу, при основании коротковолосистые или по краю реснитчатые.

Тип: лектотип рода.

1. *G. krylovii* Tzvel., 1993, Новости сист. высш. раст. 29 : 95; Пешкова, 1996, во Фл. Сиб. 10 : 13. — *G. sylvaticum* L. var. *albiflorum* Kryl., 1881, Тр. Общ. естество-исп. Казан. унив. 9, 6 : 59. — *G. albiflorum* auct. non Ledeb.: Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 144; Новосёлова, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 129.

Описан из Пермской обл. Lectotypus (Цвелёв, 1993 : 96): «Урал, Мортайский камень, 10 VII 1878. П. Крылов» (LE!).

В предгольцовых редколесьях. — Ши. (голец Малый Сохондо). — Общ. распр.: Арктическая Европа, Полярный Урал, Ср. Азия, Зап. Китай, Сев. Монголия.

Вид приводится нами только для российской части бассейна Амура на основании литературных данных (Пешкова, 1996).

2. *G. pseudosibiricum* J. Mayer, 1786, Abh. Böhm. Ges. Wiss. 1 : 238; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 124; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 27; Пешкова, 1996, во Фл. Сиб. 10 : 16.

Описан из Сибири («in deserto inter Tomium et Krasnojarium urbus»). Местонахождение типа неизвестно.

Луговые склоны. — Ши. (оз. Арей в Улетовском р-не Читинской обл.). — Общ. распр.: Урал и Приуралье (кроме северной части). Ср. Азия (север), Монголия.

Вид приводится только для российской части бассейна Амура на основании литературных данных (Пешкова, 1996).

Sect. 2. *Eriantha* Novosselova, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 129.

Габитуально виды этой секции близки к видам секции *Geranium*. Отличаются тычиночными нитями, покрытыми очень длинными, обычно горизонтально оттопыренными волосками. Прикорневые и нижние стеблевые листья 5—7-раздельные или 5—7-лопастные. В опушении растений всегда присутствуют железистые (головчатые) волоски. Цветки широко раскрытые. Лепестки на верхушке цельные, интенсивно синие или голубые.

Тип: *G. erianthum* DC.

Subsect. 1. *Beringica* Tzyren., 2006, во Фл. росс. Дальн. Вост. (Дополнения) : 445.

Нижние листья глубоко 5—7-раздельные, доли их в очертании от обратнояйцевидных до ромбовидных, перистонадрезанные, обычно налегающие более или менее друг на друга.

Тип: *G. erianthum* DC.

3. *G. erianthum* DC., 1824, Prodr. 1 : 641; Ком., 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 656; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 122; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 417; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 141; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 377, tab. 187, fig. 2. — Maxim., 1859, Primit. Fl. Amur. : 71, p. p., excl. var.; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 23, p. p., excl. syn.; Ворош., 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 285, p. p., excl. syn.; Новосёлова, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 129, p. p., excl. syn.

Описан с Камчатки и Сев. Америки («in Kamtschatka et Amer. bot. et occidentali. Nelson»). Typus — G.

На береговых скалах, в горнотундровых группировках. — Амг., Уссур. — Общ. расп.: Сев. Азия (вост.), Сев. Америка (сев.-зап.).

Берингийский вид, характеризующийся дизъюнктивным ареалом между Восточной Азией и Северной Америкой. Его восточноазиатский ареал вытянут почти

меридионально, параллельно тихоокеанскому побережью, от Арктики на севере, до Японии и п-ова Корея на юге.

Здесь мы принимаем объем *G. erianthum*, узко признавая видовую самостоятельность видов *G. orientale* (Maxim.) Freyn и *G. elatum* (Maxim.) Knuth, рассматривавшихся ранее в качестве его синонимов.

G. erianthum распространен в субокеанической муссонной части, а *G. orientale* и *G. elatum* — в континентальной части бассейна Амура.

4. *G. orientale* (Maxim.) Freyn, 1902, Österr. Bot. Zeitschr. 52 : 18; Ком., 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 653, p. p., excl. *G. erianthum* DC. var. *elatum* Maxim.; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 142, табл. 11. — *G. eriostemon* Fisch var. *orientale* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 464. — *G. erianthum* auct. non DC.: Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 23, p. p.; Новосёлова, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 129, p. p.

Описан из Приморского края. Lectotypus (Новосёлова, 1999 : 130): «Mandshuria austro-orientalis, St. Olga, declivitas in 1300′ alti, solo lapidoso, frequens, 9/21 VI 1860, Maximowicz» (LE!).

В смешанных и светлохвойных лесах. — Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: Вост. Сиб.

Замещает *G. erianthum* в континентальных районах бассейна Амура.

5. *G. elatum* (Maxim.) Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 133, p. p., excl. *G. eriostemon* Fisch. var. *orientale* Maxim.; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 142. — *G. erianthum* DC. var. *elatum* Maxim., 1859, Primit. Fl. Amur.: 71. — *G. erianthum* auct. non DC.: Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 23, p. p.; Новосёлова, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 129, p. p.

Описан с территории бассейна Амура. Lectotypus (Цыренова, 1985 : 1639): «Амур, Сучу, кустарниковые заросли, Maximowicz» (LE!).

В долинных широколиственных лесах. — Амг. — Общ. распр.: эндемик бассейна Амура.

По всей видимости, вид сформировался в условиях лугово-лесного высокотравья в долине Амура.

Subsect. 2. *Nemoralea* Tzyren., 2006, во Фл. росс. Дальн. Вост. (Дополнения) : 445.

Нижние листья неглубоко 5—7-раздельные или лопастные, доли их в очертании яйцевидно-эллиптические, трехраздельные, по краю неравно-крупнозубчатые.

Тип: *G. eriostemon* Fisch. ex DC.

6. *G. eriostemon* Fisch. ex DC., 1824, Prodr. 1 : 641; Turcz., 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 255; Maxim., 1859, Primit. Fl. Amur.: 70; Ком., 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 654; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 121; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 22; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 417; Ворош., 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 385; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 143, табл. 11; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 377, tab. 187, fig. 1; Пешкова, 1996, во Фл. Сиб., 10 : 13; Новосёлова, 1996, Бот. журн. 81, 10 : 86; она же, 1999, цит. соч. 84, 5 : 130.

Описан из Вост. Сибири («...in betuletis Dahuriae»). Typus — G.

В широколиственных и смешанных лесах. — Ши., Нижне-Зей., Бур., Уссур., Вост. Монголия, Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: Монголия, Вост. Азия.

Основная часть ареала *G. eriostemon* связана с распространением широколиственных лесов маньчжурского типа. По нашему мнению, этот вид является палеопацифическим: расселение его в глубь континента происходило, по-видимому, вместе со смещением на запад границ тихоокеанских неморальных формаций еще в доледниковые эпохи. Западные границы его современного ареала лежат в Предбайкалье и Монголии (Пешкова, 1996). Возможно, они маркируют пределы Пацифики на Азиатском материке.

Вариабельность вида выражается главным образом в характере опушения стебля и листьев. В пределах бассейна Амура чаще всего встречаются растения, у которых стебли опушены лишь простыми, слегка изогнутыми книзу волосками, а железистое опушение имеется только в верхней части стебля, особенно в соцветии; листовая пластинка снизу опушена по жилкам (var. *eriostemon* Maxim. 1880, Mél. Biol. 1 : 628). В окр. г. Уссурийска спорадически встречаются растения с железистоопушенными снизу доверху стеблями, причем их листовые пластинки снизу с более густым опушением из отстоящих простых и железистых волосков (var. *megalanthum* Nakai, 1912, Bot. Mag. Tokyo, 26 : 257). Ранее эту разновидность считали эндемичной для Японии.

Sect. 3. *Recurvata* (Knuth) Novosselova, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 130. — *Geranium* L. sect. *Sylvatica* Knuth subsect. *Recurvata* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 109.

Виды этой секции близки к секции *Geranium* по зонтиковидно скученным на верхушке стебля цветоносам, а также по железистому опушению всего растения. Однако в отличие от видов последней секции у них цветоножки при цветках прямостоячие, а при плодах отклоненные книзу. Прикорневые и нижние стеблевые листья 5—7-рассеченные, доли листа глубоко перистонадрезанные на ланцетные дольки. Тычиночные нити книзу резко расширенные, при основании коротковолосистые и по краю реснитчатые.

Лектотип (Новосёлова, 1999 : 87): *G. pratense* L.

7. *G. pratense* L., 1753, Sp. Pl.: 681; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 127, p. p., excl. subsp. *ruprechtii* et subsp. *finitimum*; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 31; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 418; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 144; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 377; Новосёлова, 1996, Бот. журн. 10 : 87.

Описан из Сев. Европы («Habitat in Europae borealis pratis»). Typus: Herb. Linn. N 858. 66 (LINN, photo LE!).

На лугах, луговых склонах, в зарослях кустарников, на залежах и откосах ж.-д. насыпей. — Даур. (заносное, у ж.-д. ст. Сковородино), Вост. Монголия, Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: Атл., Сев., Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз.; Сев., Ср. и Центр. Азия.

Тип вида был обозначен М. С. Новосёловой (1996). Вид отмечен нами в российской части бассейна Амура на основании единичных находок на насыпях железной дороги, где он пока не обнаруживает тенденции к натурализации.

8. *G. transbaicalicum* Serg., 1934, Сист. зам. Герб. Томск. унив., 1 : 4; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 32, табл. 2, рис. 1; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 419; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 377, tab. 187, fig. 3; Новосёлова, 1996, Бот. журн. 81, 10 : 87; Пешкова, 1996, во Фл. Сиб., 10 : 19, p. p.

Описан с территории бассейна Амура (юго-восточное Забайкалье). Lectotypus (Пешкова, 1996 : 20): Читинская обл., «Быркинский р-н, окр. с. Клички, на лугу, 28 VI 1931, с цв., Б. Замошников» (ТК).

На остепненных лугах в долинах рек, на луговых склонах. — Ши., Вост. Монголия, Сев.-Вост. Китай — Общ. распр.: Сибирь, Сев.-Вост. Монголия.

Этот вид замещает *G. pratense* в степных районах Южной Сибири. В бассейне Амура он встречается только в западных степных районах. Для него характерны следующие признаки: глубоко (почти до основания) 7—9-рассеченные листья, доли их узкие, яйцевидно-ромбические, глубоко перисторассеченные на ланцетные дольки, которые, в свою очередь, надрезаны на узкие линейные зубцы; цветоножки короткие, 2—7 мм дл.; железистое опушение более скудное.

Как установила Г. А. Пешкова (1996), в более северных лесостепных районах Восточной Сибири встречается эколого-географическая раса рассматриваемого вида — *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninowii* (Serg.) Peschkova.

Sect. 4. *Palustria* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 47, quoad subsect. *Eupalustria*, excl. subsect. *Collina*.

Виды этой секции характеризуются шнуровидными (равномерно утолщенными) корнями, одиночными пазушными цветоносами с 2 цветками, значительно удлиняющимися и отгибающимися книзу при плодах; крупными цветками (до 2.5—3 см в диам.); 5—7-раздельными прикорневыми и нижними стеблевыми листьями с широкими зубчато надрезанными долями; отсутствием железистого опушения.

Тип: *G. palustre* L.

9. *G. wlassowianum* Fisch. ex Link, 1822, Enum. Pl. Hort. Berol. 2 : 197; Turcz., 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 254; Maxim., 1859, Primit. Fl. Amur.: 70, p. p., excl. f. *setosopilosum*; Regel et Maack, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.), ser. 7, 4, 4 (Tent. Fl. Ussur.) : 38; Ком., 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 649; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 178; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 41, табл. 2, рис. 2 и табл. 4, рис. 5; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 420; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 145, табл. 11 («*G. vlassovianum*»); Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 377, tab. 187, fig. 4 («*G. vlassowianum*»); Пешкова, 1996, во Фл. Сиб., 10 : 20; Новосёлова, 1996, Бот. журн. 81, 10 : 88; она же, 1999, цит. соч. 84, 5 : 130.

Описан из Сибири («in Sibiria?»). Lectotypus (Цыренова, 1985 : 1640): Восточная Сибирь, «Herb. Ledebour. Dahuria. Vlassov ...Fisch. ...D 16 (LE!).

На влажных и болотистых лугах, в лесу по сырым местам. — Ши., Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Амг., Бур., Уссур., Вост. Монголия, Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: Вост. Сибирь, Монголия.

Сделанный мной выбор лектотипа вида может быть отменен, если в Берлин-Далеме, где хранятся типы J. Link, будет обнаружен тип. *G. wlassowianum* является типичным представителем интразональных лугово-болотных растительных группировок в бассейне Амура. Основной ареал вида сосредоточен в Восточной Азии. В муссонной дальневосточной части бассейна вид обитает в южных районах с достаточной влаго- и теплообеспеченностью, не выходя к северу от границы залегания многолетнемерзлотных почв. В континентальной сибирской части бассейна Амура в условиях более жесткого режима увлажнения и тепла произрастание вида, видимо, следует считать реликтовым, сохранившимся со времени распространения восточноазиатской (маньчжурской) флоры в глубь материка.

10. *G. maximowiczii* Regel et Maack, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.), ser. 7, 4, 4 (Tent. Fl. Ussur.) : 38; Ком., 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 650; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 179; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 42; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 418; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 140; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 378, tab. 187, fig. 5; Пешкова, 1996, во Фл. Сиб., 10 : 15; Новосёлова, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 131. — *G. wlassovianum* f. *setosopilosa* Maxim., 1859, Primit. Fl. Amur.: 70.

Описан из бассейна р. Уссури («Bei Cap Khofäla und Sumur-Gebirge am mittlern Ussuri»). Lectotypus (Цыренова, 1985 : 1640): «Sumur-Gebirge ad fl. Ussuri, legit Maack, teste Regel, 1859» (LE! cum isolectotypo).

В широколиственных и смешанных лесах по сырым местам. — Ши., Даур., Верхне-Зей, Нижне-Зей., Амг., Бур., Уссур., Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: Вост. Сибирь, Китай, п-ов Корея.

Близок к *G. wlassowianum*. Отличается свободными (несросшимися) узкими зелеными прилистниками, щетинистым серебристым опушением из длинных оттопыренных волосков и характеризуется приуроченностью к лесным сообществам. По сравнению с *G. wlassowianum*, это более континентальный и более холодостойкий вид. На левобережье бассейна Амура его северный предел распространения проходит в таежной зоне.

11. *G. koreanum* Kom., 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18 : 433; Kitag, 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 418; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 378, tab. 188, fig. 6.

Описан с п-ова Корея («Korea septentr. provincia Kenge»). Lectotypus (Новосёлова, 2004 : 506): «Ad trajectum Andori; Korea septentr. provincia Kenge subdist. Chu-czan, 21 VIII 1897, [fl. et fr.], V. L. Komarov» (LE!).

Лиственные горные леса. — Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: Китай, п-ов Корея.

Sect. 5. *Sobolifera* Novosselova, 1999, Бот. журн., 84, 5 : 133.

В протологе секции указывается наличие у растений, помимо прямостоячих, также длинных полегающих побегов. Прилистники кожистые, сросшиеся, буровато-зеленые. Цветоножки при плодах прямостоячие.

Мы вполне согласны с М. С. Новосёловой (1999) в правомерности выделения секции *Sobolifera*. Как нам представляется, в составе данной секции, кроме *G. soboliferum*, следует рассматривать и *G. sieboldii* Maxim. Эти виды близки по опушению лепестка и клюва плода.

Тип: *G. soboliferum* Kom.

12. *G. soboliferum* Kom., 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 433; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 143; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 12, табл. 4, рис. 7; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 419; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 145; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 377, tab. 187, fig. 6; Новосёлова, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 133.

Описан из Северо-Восточного Китая и Северной Кореи («Habitat in palidibus herbosis Mandshuriae nec non Korea septentr.»). Lectotypus (Цыренова, 1985 : 1640): п-ов Корея, «Сев. Корея, округ Капсана, влажный луг на седловине хребта над Омеганом на Хечхенгане, притоке р. Ялу, 3 VIII 1897, В. Л. Комаров» (LE!).

На сырых лугах, кочковатых болотах. — Бур., Уссур., Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: п-ов Корея, Япония.

Маньчжуро-японо-корейский вид, распространенный в бассейне Амура в муссонной его части.

13. *G. sieboldii* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 458; Ком., 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 648; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 135; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 21, табл. 4, рис. 1; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 146, табл. 11; Новосёлова, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 131. — *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *grandiflorum* Regel, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.), ser. 7, 4, 4 (Tent. Fl. Ussur.) : 39. — *G. pseudosibiricum* var. *striatum* Regel, 1861. l. c. : 39, p. p. — *G. krameri* auct. non Franch. et Savat.: Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 418; Ворош. 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 385; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 377, tab. 188, fig. 5.

Описан с российского Дальнего Востока и Японии. Lectotypus (Бобров, 1949 : 22): российский Дальний Восток, «Mandzhuria austr. litoralis, Hun-tschun, VII 1861, [fl.], Fr. Schmidt» (LE!).

На сухих склонах среди кустарников. — Нижне-Зей., Бур., Уссур., Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: п-ов Корея, Япония.

Ряд авторов (Nakai, 1952; Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; Fu, 1995) *G. sieboldii* синонимизируют с *G. krameri* Franch. et Savat. На основании изучения гербарного материла (LE) мы установили, что эти виды являются самостоятельными (Цыренова, 1988). Позднее М. С. Новосёлова (1999) также подтвердила их самостоятельность.

Отличительные признаки *G. sieboldii* и *G. krameri* заключаются в расчлененности листовой пластинки, опушении нижней поверхности пластинки, а также в опушении лепестков. У первого вида листья глубоко 5—7-раздельные с перистонадрезанными долями, снизу листовая пластинка опушена только вдоль жилок, а ноготок опушен по жилкам рассеянными более-менее длинными слабыми волосками, кроме того, в основании ноготка с двух сторон имеется густая «бородка» из более коротких и жестких волосков. У второго вида листья 3—5-раздельные с тройчатозубчатыми долями, снизу пластинки листьев с густым войлочным опушением, а ноготок лепестка без «бородки», лишь с рассеянными волосками по всей поверхности.

В Гербарии LE я видела экземпляры, определенные как *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *grandiflorum* Regel, но относящиеся в действительности к *G. sieboldii*. К этому виду, по моему мнению, принадлежит также один из синтипов *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *striatum* Regel («Уссури, устье р. Кöча, 1859, Р. К. Маак» (LE!).

Sect. 6. *Dahurica* Tzyren., 2006, во Фл. росс. Дальн. Вост. (Дополнения) : 445.

Растения с короткими веретеновидно вздутыми корнями. Стебли прямостоячие. Цветоносы при плодах значительно удлиняющиеся, при этом цветоножки дуговидно изгибающиеся книзу. На поперечном сечении стебля один круг проводящих пучков. Лесостепные растения.

Тип: *G. dahuricum* DC.

М. С. Новосёлова (1999) рассматривает *G. dahuricum* DC. в составе секции *Palustria* Knuth, с чем мы не можем согласиться. Во-первых, у этого вида корни более-менее короткие и всегда веретеновидно утолщенные, а у видов секции *Palustria* корни более длинные и равномерно утолщенные (шнуровидные). Во-вторых, в междоузлии стебля у *G. dahuricum* имеется один круг проводящих пучков в отличие от видов секции *Palustria*, у которых развиты два круга пучков. В-третьих, вид предпочитает сухие остепненные склоны и разнотравно-кустарниковые суходольные луга, тогда как виды секции *Palustria* (особенно *G. wlassowianum*) связаны

с азональными лугово-пойменными сообществами и обитают в условиях достаточной увлажненности. Мы считаем целесообразным выделение *G. dahuricum* в самостоятельную секцию, в которую следует включить еще два вида *G. krameri* и *G. paishanense*.

14. *G. dahuricum* DC., 1824, Prodr. 1 : 642; Turcz., 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 258; Regel et Maack, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.). ser. 7, 4, 4 (Tent. Fl. Ussur.) : 38; Ком., 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 647; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 141; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 11; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 417; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 146, табл. 11 («*G. davuricum*»); Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 378, tab. 188, fig. 1; Пешкова, 1996, во Фл. Сиб., 10 : 12; Новосёлова, 1996, Бот. журн. 81, 10 : 86; она же, 1999, цит. соч. 84, 5 : 131. — *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *striatum* Regel, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.), ser. 7, 4, 4 (Tent. Fl. Ussur.) : 39, p. p.

Описан с территории бассейна Амура («in turfosis Dahuriae. Patrin»). Typus (Side Yeo, 1992 : 132): «circa Pagum Ouroùlga, 5/16 Julio, 1785, Patrin, teste De Candolle, 1824» (G — DC).

На суходольных лугах, луговых склонах, среди кустарников. — Ши., Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Уссур., Вост. Монголия, Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: Монголия, п-ов Корея.

Изучение типовых образцов по роду *Geranium*, хранящихся в Гербарии LE, выявило, что один из синтипов *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *striatum* Regel («Уссури, устье р. Бикин, Р. К. Маак») (LE!) относится к *G. dahuricum*.

15. *G. krameri* Franch. et Savat., 1879, Enum. Pl. Jap.. 2 : 306; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 192. — *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *striatum* Regel, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.), ser. 7, 4, 4 (Tent. Fl. Ussur.) : 39, p. p. — *G. sieboldii* auct. non Maxim.: Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 418; Ворош. 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 385; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 377, tab. 188, fig. 5.

Описан из Японии («in provincia Simosa, insulae Nippon, ubi legit Kramer (Savatier, n[0] 2006), fl. aug.»). Typus — P?.

На суходольных лугах и луговых склонах. — Бур., Уссур. — Общ. распр.: п-ов Корея, Япония.

Как отмечалось выше, *G. krameri* считали идентичным *G. sieboldii*. Тщательное изучение первоописаний, гербарных материалов и материалов полевых сборов позволило нам убедиться в самостоятельности этих видов, а также в их произрастании на территории бассейна Амура. *G. krameri* по размерам цветка, окраске лепестков и характеру их опушения близок к *G. dahuricum*, а не к *G. sieboldii*. Во многих случаях гербарные образцы, которые соответствуют, по нашему мнению, *G. krameri*, обнаружены нами в Гербариях LE, VLA среди образцов, относящихся к *G. dahuricum*.

В Гербарии LE имеются экземпляры растений, промежуточные между рассматриваемыми видами («Уссури, мыс Ауа, там же, устье р. Абдери, 1859 Р. К. Маак (LE!)», которые приводились ранее как синтипы *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *striatum* Regel). Однако они по признакам, в особенности по расположению цветоносов, не имеют отношения к виду *G. pseudosibiricum* J. Mayer. Требуются дальнейшие исследования вышеназванных промежуточных форм в гербариях и в природе.

16. *G. paishanense* Y. L. Chang, 1977, Fl. Pl. Herb. Chin. Bor.-Or., 6 : 291; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 378, tab. 188, fig. 3. — *G. dahuricum* DC. var. *paishanense* (Y. L. Chang) C. C. Huang et L. R. Xu, 1998, in Fl. Reip. Pop. Sin., 43(1) : 64.

Описан из Северо-Восточного Китая.

Горные луга. — Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: эндемик.

Вид приводится для китайской части бассейна Амура на основании литературных данных (Fu, 1995).

Sect. 7. *Sibirica* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 47.

К этой секции относят виды мелкоцветковых и малолетних гераней нашего региона, проявляющих тенденцию к апофитизации. Вероятно, они являются членами эволюционно молодой ветви рода.

17. *G. sibiricum* L., 1753, Sp. Pl. : 683; Turcz., 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 253; Maxim., 1859, Primit. Fl. Amur.: 70; Regel et Maack, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.), ser. 7, 4, 4 (Tent. Fl. Ussur.) : 38; Ком., 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж.. 2) : 645; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 195; Бобр., 1949, во Фл. СССР, 14 : 57; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 419; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 148; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 378, tab. 188, fig. 4; Пешкова, 1996, во Фл. Сиб., 10 : 18; Новосёлова, 1996, Бот. журн. 81, 10 : 85; она же, 1999, цит. соч. 84, 5 : 132.

Описан из Сибири, Кавказа и Китая («in Sibiria, Caucaso, China»). Typus: Herb. Linn. N 858. 87 (LINN, photo LE!).

Вдоль лесных дорог, на пашнях и залежах, в парках, скверах, по сорным местам. — Все районы бассейна Амура. — Общ. распр.: Европа, Кавказ, Ср., Центр., Вост. Азия, Сев. Америка (заносное).

Тип вида был обозначен М. С. Новосёловой (1996 : 85).

18. *G. amurense* Tzyren., 2006, Бот. журн. 91, 8 : 109.

Описан с территории бассейна Амура. Typus: «Россия, Амурская обл., Архаринский р-н, пос. Архара, всюду на открытых нарушенных местообитаниях, 12 VIII 2005, Д. Ю. Цыренова» (LE, isotypi — VLA).

На нарушенных лугах, залежах, в парках, скверах, по сорным местам. — Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Уссур. — Общ. распр.: Вост. Азия.

От *G. sibiricum* L. отличается опушением стебля прижатыми короткими волосками с примесью более длинных полусогнутых (а не полуприлегающими книзу прямыми одинаковой длины волосками); 3-раздельными срединными стеблевыми листьями с расставленными, не соприкасающимися друг с другом узкоромбическими в очертании долями (а не 5-раздельными с широкоромбическими, близко соприкасающимися долями); слабо выемчатым основанием пластинок листа (а не более глубоко выемчатым); волосками на нижней поверхности листа по жилкам (а не по всей поверхности); преимущественно редуцированными цветоносами, с сохраняющейся при этом цветоножкой (а не преобладанием нормально развитых с двумя прицветниками под цветоножкой), и наконец, тычиночными нитями в нижней половине закругленно расширяющимися книзу (а не усеченно расширяющимися книзу, начиная с верхней трети).

Sect. 8. *Orientalia* (Tzyren.) Novosselova, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 132. — *Geranium* sect. *Striata* Knuth subsect. *Orientalia* Tzyren., Бот. журн. 70, 9 : 1258.

Виды этой секции отличаются от видов секции *Sibirica* двуцветковыми цветоносами (а не одноцветковыми) и присутствием железистого опушения (а не его отсутствием).

Тип: *G. nepalense* Sweet.

19. *G. wilfordii* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 453; Ком., 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 646; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 191; Бобр. 1949, во Фл. СССР, 14 : 19; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 420; Цыренова, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 147; Fu, 1995, Clavis pl. Chin. Bor.-Or.: 378, tab. 188, fig. 3; Новосёлова, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 132.

Описан с российского Дальнего Востока и Японии («Mandshuria orientali littorali..., circa Wladivostok..., ad Amur australem..., Japonia insula Kiusiu, prov. Simabara»). Lectotypus (Цыренова, 1985 : 1642): «Post May, ziemlich haufig in Gebuschen und Laubwäldern, Bai Victoria. Mandchuriae. 19 VIII 1860, Maximowicz» (LE!).

В пойменных широколиственных лесах. — Бур., Уссур., Сев.-Вост. Китай. — Общ. распр.: п-ов Корея и Япония.

Вид близок к видам секции *Sibirica* по мелким цветкам, малолетней биоморфе и апофитной жизненной стратегией. Однако присутствие у *G. wilfordii* железистых головчатых волосков в нижней части стебля и цветоносов с двумя цветками не позволяет нам рассматривать его среди видов секции *Sibirica*, у которых никогда не наблюдается железистого опушения, и цветоносы у них почти всегда несут по одному цветку. Необходимо здесь сказать, что в описании секции *Sibirica* указано в качестве характерного признака секции присутствие одноцветковых цветоносов (Knuth, 1912; 1931).

Благодарности

В заключение выражаю глубокую благодарность Т. В. Егоровой, взявшей на себя нелегкий труд рецензирования статьи, за ее доброжелательность и ценные замечания. Хочу поблагодарить А. Е. Кожевникова, Н. С. Пробатову, Э. Г. Рудыка, В. Ю. Баркалова (Лаборатория высших растений БПИ ДВО РАН, г. Владивосток), П. Г. Горового (ТИБОХ ДВО РАН, г. Владивосток), С. Д. Шлотгауэр (ИВЭП ДВО РАН, г. Хабаровск), а также сотрудников и кураторов перечисленных выше гербариев, коллег за помощь и поддержку в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров В. Г. Род Герань — *Geranium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 2—62.

Географический энциклопедический словарь. Изд. 3-е / Под ред. В. М. Котлярова. М., 2003. 903 с.

Новосёлова М. С. Обзор семейства *Geraniaceae* Центральной Азии // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 83—91.

Новосёлова М. С. Семейство *Geraniaceae* во флоре российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 127—136.

Новосёлова М. С. Типовые образцы таксонов рода *Geranium* (*Geraniaceae*) Восточной Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 505—508.

Пешкова Г. А. Сем. *Geraniaceae* — Гераниевые // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 8—22.

Харкевич С. С. Флористические районы советского Дальнего Востока // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 20—22.

Цыренова Д. Ю. О секции *Striata* рода *Geranium* (*Geraniaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1255—1258.

Цыренова Д. Ю. Род *Geranium* (*Geraniaceae*) во флоре советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1636—1644.

Цыренова Д. Ю. Сем. Гераниевые — *Geraniaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 140—150.

Knuth R. Geraniaceae Juss. // A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1912. H. 53. 640 S.

Knuth R. Geraniaceae Juss. // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1931. Aufl. 2. Bd 19a. S. 43—63.

Nakai T. A synoptical sketch of Korean flora // Bull. Nat. Sci. Mus. 1952. N 31. P. 1—152.

Fu P. Clavis plantarum Chinae boreali-orientalis. 1995. P. 377—378.

Kitagawa M. Neo-Lineamental florae Manchuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Yeo P. Fruit-discharge-type in *Geranium* (*Geraniaceae*): its use in classification and its evolutionary implications // Bot. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 89. P. 1—36.

Yeo P. A revision of *Geranium* L. in south-west China // Edinb. J. Bot. 1992. Vol. 49. N 2. P. 123—211.

Xu L. R., Huang Ch. Ch. Geranium L. // Flora Reipublicae Popularis Sinacae. [Beijing], 1998. T. 43. N 1. P. 22—83.

SUMMARY

The paper contains the critical conspectus of the genus *Geranium* (*Geraniaceae*) of the flora of the Amur River basin, with species identification keys, synonyms, typification, notes on ecology and geographical distribution. There are 19 species of 8 sections of the subgenus *Geranium* (sect. *Eriantha* — 4 species, sect. *Sobolifera* — 2, sect. *Dahurica* — 3, sect. *Orientalia* — 1, sect. *Geranium* — 2, sect. *Recurvata* — 2, sect. *Palustria* — 3, sect. — *Sibirica* — 2).

УДК 582.751.9 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 10

© Т. В. Егорова

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР РОДА *HAPLOPHYLLUM* (*RUTACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

T. V. EGOROVA. TAXONOMIC REVIEW OF THE GENUS *HAPLOPHYLLUM* (*RUTACEAE*) IN THE FLORA OF THE CAUCASUS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: tvegorova@mail.ru
Поступила 11.05.2006

Приведен конспект рода *Haplophyllum* во флоре Кавказа, включающий 8 видов. Уточнены сведения о видовом составе и географическом распространении видов, внесены изменения в их систематику и номенклатуру. Даны комментарии по типификации; выявлен изотип *H. thesioides*, обозначены лектотипы *H. ciscaucasicum* и *H. kowalenskyi*. Из флоры Кавказа исключен *H. suaveolens*; для Армении впервые приведены *H. tenue* и *H. armenum*, для Азербайджана — *H. obtusifolium*. Дан ключ для определения видов; приведены основные синонимы, данные о типах, сведения об экологии и географическом распространении.

Ключевые слова: *Haplophyllum*, *Rutaceae*, таксономия, распространение, Кавказ.

Настоящее исследование было предпринято в связи с подготовкой коллективной критической сводки «Конспект флоры Кавказа». Оно основано на гербарном материале, хранящемся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Помимо основных коллекций были изучены новые, прежде не определенные гербарные сборы, что позволило уточнить данные о географии и морфологии ряда видов. Были использованы литературные источники и преж-

де всего обработка рода *Haplophyllum*, выполненная А. И. Введенским (1949) во «Флоре СССР» и явившаяся важным этапом в познании этого трудного в систематическом отношении рода. Существенный вклад в изучение кавказских представителей *Haplophyllum* был внесен в обобщающих флористических сводках по Кавказу (Гроссгейм, 1949; Сахокия, 1962) и отдельным его регионам (Карягин, 1955; Аветисян, 1973; Галушко, 1980; Лачашвили, 1983). Особо следует отметить монографию по роду *Haplophyllum* в полном объеме, принадлежащую С. С. Townsend (1986). Эта работа, а также определение Townsend гербарных образцов *Haplophyllum*, сделанное им во время посещения Гербария LE, имели большое значение для понимания отдельных видов.

В изложенном ниже обзоре произрастающих на Кавказе видов *Haplophyllum* отражены изменения в их систематике, номенклатуре и географическом распространении по сравнению с соответствующими данными, содержащимися во «Флоре СССР» (Введенский, 1949) и в упомянутых выше работах по флоре Кавказа. Показана видовая самостоятельность *H. thesioides* (Fisch. ex DC.) G. Don (=*Ruta thesioides* Fisch. ex DC.); в основной коллекции Среднеазиатского сектора Гербария LE был обнаружен изотип этого таксона. Внесены уточнения в морфологическую характеристику *H. shelkovnikovii* Grossh. Последний вид объединен Townsend с *H. wanense* Freyn, что, однако, нельзя признать бесспорным. Рассмотрены вопросы систематики и номенклатуры *H. armenum* Spach. Этот вид, а также *H. tenue* Boiss. впервые приведены для Армении. Для флоры Кавказа (Азербайджан, окрестности Сумгаита) впервые приведен *H. obtusifolium* (Ledeb.) Ledeb. как аборигенное или заносное растение; уточнена типификация этого вида. Из флоры Кавказа исключен *H. suaveolens* (DC.) G. Don, приведенный для этого региона А. А. Гроссгеймом (1949), М. Ф. Сахокия (1962) и С. С. Townsend (1986) (см. комментарий к *H. thesioides*). Большое внимание было уделено вопросам типификации некоторых видов. Несмотря на то что многие виды *Haplophyllum* флоры Кавказа были типифицированы Townsend (1986), проведенная им типификация потребовала внесения ряда уточнений. Кроме того, хранящиеся в LE типовые образцы, процитированные Townsend в монографии, не снабжены им соответствующими обозначениями. Поэтому эти обозначения в Гербарии LE сделаны мной со ссылкой на работу Townsend.

В роде *Haplophyllum* насчитывается 70 видов (66, согласно Townsend, 1986), распространенных в умеренных (преимущественно в умеренно-теплых) и субтропических областях Евразии, в Северной и отчасти в тропической Восточной Африке. Очагами видового разнообразия *Haplophyllum* являются Средняя Азия и Иран (Townsend, 1986), где встречается 20 (Ковалевская, 1983) и 25 видов (Townsend, 1966a, 1986) соответственно. Во всех направлениях от этих регионов число видов рода заметно уменьшается. Виды рода *Haplophyllum* за редким исключением (*H. tuberculatum* (Forssk.) Adr. Juss., *H. buxbaumii* Boiss., *H. versicolor* Fisch. et C. A. Mey., *H. dauricum* (L.) G. Don. f.) имеют очень небольшие ареалы и различаются небольшим числом признаков (Townsend, 1986: 14, 18, 228).

На Кавказе встречается 8 видов *Haplophyllum*, из них 3 (*H. tenue*, *H. ciscaucasicum* и *H. shelkovnikovii*) — эндемики данной территории, 1 вид (*H. kowalenskyi*) — субэндемик. Больше всего видов *Haplophyllum* (5) произрастает в Южном и Юго-Западном Закавказье (*H. tenue*, *H. villosum*, *H. shelkovnikovii*, *H. kowalenskyi*, *H. armenum*). Все кавказские виды *Haplophyllum*, как и подавляющее большинство других представителей рода, принадлежат к секции *Haplophyllum* — одной из трех принимаемых С. С. Townsend (1986) секций, характеризующейся вскрывающимися коробочками.

В изложенном ниже конспекте виды расположены в соответствии с системой C. C. Townsend (1986). При таксонах приведены основные синонимы, сведения о типе, данные об экологии и географическом распространении, комментарии по типификации, номенклатуре и систематике. Распространение видов на территории Кавказа приводится по флористическим районам, предложенным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991) и принятым в сводке «Конспект флоры Кавказа» (2003). В настоящей работе эти районы указываются в пределах государств.

Haplophyllum Adr. Juss., 1825, Mém. Mus. Hist. Nat. (Paris), 12 : 464 («*Aplophyllum*»), nom. cons.

Typus: *Haplophyllum tuberculatum* (Forssk) Adr. Juss.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листья более или менее желобчатые, с завернутыми вовнутрь, утолщенными, городчатыми от выступающих крупных бугорчатых железок краями, тупые, сидячие . . . . . . 1. *H. obtusifolium*.
\+ Листья не желобчатые, по краям не городчатые и не утолщенные . . . . 2.
2. Листья сидячие, более или менее стеблеобъемлющие, продолговатые, книзу расширенные, на верхушке острые или туповатые. Стебли и листья голые, только в соцветии опушенные жесткими оттопыренными волосками. Коробочка голая, покрытая сильно уплощенными блестящими мелкими железками; сегменты коробочки с хорошо выраженным коническим или пальцевидным оранжевым придатком . . . . 6. *H. kowalenskyi*.
\+ Листья не стеблеобъемлющие, к основанию суженные или более или менее оттянутые в «черешок» . . . . 3.
3. Стебли ветвящиеся почти от основания. Некоторые листья (чаще в средней части стебля) трехрассеченные на ланцетовидные или узкоэллиптические сегменты; иногда все листья цельные. Опушение листьев и стеблей состоит из длинных, почти прямых, довольно грубых волосков, только на верхних веточках соцветия волоски более или менее мягкие и курчавые. Завязи и коробочки по всей поверхности или только на внутренней стороне более или менее сильно или рассеянно опушенные длинными волосками, покрытые плосковатыми, железистыми бугорками, внутри посередине более темными; сегменты завязей и коробочек с хорошо выраженным придатком в виде довольно крупного бугорка или продолговатой выпуклины . . . . 5. *H. shelkovnikovii*.
\+ Стебли не ветвящиеся или ветвящиеся в верхней части. Все листья цельные . . . . 4.
4. Стебли крепкие, тонкие, прутьевидные, голые, только вверху опушенные, в нижней половине пурпурные. Листья голые, с длинным и узким черешковидным основанием, часто отклоненным от стебля, вследствие чего пластинка становится восходящей, а весь лист изогнутым. Соцветие густое, маленькое, до 4 см в диам., более или менее округлое. Лепестки с многочисленными крупными железками, особенно хорошо выраженными в фазе бутонов. Завязи и коробочки голые или на верхушке отчасти волосистые, их сегменты с довольно крупным придатком . . . . 2. *H. tenue*.
\+ Стебли не прутьевидные, не пурпурные, обычно опушенные, листья не изогнутые, голые или опушенные . . . . 5.
5. Листья, кроме самых верхних, обычно голые. Лепестки желтые, с темной продольной полосой (особенно явственно выраженной в сухом состоянии), яйцевидные, широкояйцевидные или широкоэллиптические, резко суженные в короткий широкий ноготок. Чашелистики остающиеся при плодах . . . . 6.
\+ Листья более или менее опушенные. Лепестки желтые, без темной продольной полосы, продолговато-эллиптические или продолговато-яйцевидные, оттянутые в тонкий удлиненный ноготок до 1.5 мм дл. Чашелистики рано опадающие . . . . 7.
6. Листья с коротким, но явственным «черешком». Лепестки яйцевидные, голые или коротко волосистые при основании. Завязи и коробочки с рассеянными, обычно сильно выдающимися округлыми железистыми бугорками, более или менее одинаковыми по форме и размерам. Чашелистики дельтовидно-ланцетные до ланцетных, островатые, реснитчато-волосистые до шерстистых, по краям не выгрызенно-зубчатые . . . . 7. *H. armenum*.
\+ Листья сидячие, более или менее суженные книзу. Лепестки широкоэллиптические или широкояйцевидные, голые. Завязи и коробочки с довольно густо расположенными выдающимися железистыми бугорками, увеличивающимися в размерах по направлению к верхушке и здесь

обычно короткоцилиндрические. Чашелистики широко-дельтовидно-яйцевидные, до почти округлых, тупые, редко островатые, по краям обычно выгрызенно-зубчатые, голые, иногда по краям реснитчато-волосистые . . . . 8. *H. thesioides*.

7. Листья узкие, 0.2—0.8 см шир., от ланцетовидных до линейных, серовато-зеленые, сизые, реже зеленые, более или менее густо, как и стебли, опушенные. Стебли прямые. Тычиночные нити в нижней части изнутри с очень густым бородавчатым опушением. Завязи и коробочки густо бело-волосистые; каждый их сегмент с довольно крупным продолговатым, острым, прямым или изогнутым придатком . . . . 3. *H. villosum*.

\+ Листья более широкие, 0.8—1 см шир., яйцевидные или широколанцетовидные, зеленые, слабо, как и стебли, опушенные. Стебли часто восходящие. Тычиночные нити в нижней части изнутри слабо бородчато-волосистые. Завязи и коробочки опушенные или голые; каждый их сегмент с очень крупным, ромбовидным, широким, обычно с конической верхушкой, придатком, почти скрывающим сегменты завязи и коробочки и опушение на них; придатки сильно разрастаются после опадения околоцветника . . . . 4. *H. ciscaucasicum*.

1. *H. obtusifolium* (Ledeb.) Ledeb., 1843, Fl Ross. 1 : 490; Boiss., 1867, Fl. Or. 1 : 934; Введ., 1949, во Фл. СССР 14 : 214; C. C. Towns., 1966, in Rech. f., Fl. Iran. 36 : 8; id., 1986, in Hooker's Ic. Pl. 44, 1—3 (Taxonom. revis. *Haplophyllum*): 133; Ковалевск., 1983, в Опред. раст. Средн. Азии 7 : 42. — *Ruta obtusifolia* Ledeb., 1833, in Eichw., Pl. Nov. Casp. Cauc. 2 : 37, tab. 32. — *R. obtusifolia* var. *pubescens* Kuntze, 1887, Тр. Петерб. бот. сада 10 : 177. — *Haplophyllum obtusifolium* var. *eriocarpum* Freyn et Sint., 1904, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 4 : 37.

Описан из Туркменистана («Hab. prope Krasnowodsk et Tjukkaragan»); lectotypus (Townsend, 1966a : 8; id., 1986 : 133; Egorova, hoc loco): Туркменистан, «*Ruta obtusifolia* Ledeb. Legit. ad mare Caspium pr. Krasnowodsk, Tarki et Djupkaragan [Тюб- Караган], Dr. Eichwald 41, 449, 469» (LE! cum isolectotypo).

Щебнистые склоны и осыпи; в предгорьях. — **Азербайджан:** Вост. Закавк.: Ширванский район (Апшеронский п-ов, в районе Сумгаита, ? заносное). — Общ. распр.: Средняя Азия: Зап. и Центр. Казахстан, Узбекистан (Каракалпакия), Туркменистан.

Типификация *H. obtusifolium*, проведенная C. C. Townsend (1966a, 1986), требует пояснения и уточнения. В LE имеется 2 типовых экземпляра этого вида, этикетки которых написаны рукой Э. Эйхвальда (Eichwald, 1831, 1833), автора работы, в которой содержится описание *Ruta obtusifolia* Ledeb., базионима принятого здесь названия *Haplophyllum obtusifolium*. Townsend привел следующий текст этикетки лектотипа *H. obtusifolium*: «ad mare Caspium pr. Krasnovodsk, 1825/6 Eichwald 41», указав, что он хранится в LE. Очевидно, однако, что этот текст процитирован Townsend неточно, в связи с чем мною выше приведен ее точный текст. На этикетке лектотипа указано 3 пункта: Krasnowodsk, Tarki и Djupkaragan [Тюб-Караган на п-ове Мангышлак]. В работе Эйхвальда (Eichwald, 1833 : 3) упоминается «urbs Tarki» — город, расположенный, согласно Эйхвальду, на западном (кавказском) берегу Каспийского моря. По всей вероятности, это г. Тарки, находящийся в Дагестане между Махачкалой и Каспийском. На образце смонтировано 3 растения, причем неизвестно, в каком пункте собрано каждое из них. Другой, хранящийся в LE, типовой экземпляр *H. obtusifolium* снабжен 2 этикетками (их текст также является автографом Эйхвальда) — «Djup Karagan, Eichwald» и «Krasnowodsk, Eichwald», относящимися к 4 смонтированным на нем растениям. Этот экземпляр представляет собой дубликат лектотипа и его следует считать изолектотипом, а не синтипом, как рассматривает его Townsend (1986).

H. obtusifolium известен на Кавказе только по одному гербарному экземпляру: «Азербайджан, предгорья под Сумгаитом (Кабыстан), 19 V 1939, В. Ульянищев» (LE). Он был тестирован C. C. Townsend в 1974 г. с пометкой «an locus verus?», вы-

ражающей сомнение в правильности этикетирования данного образца. Я не разделяю сомнений Townsend и считаю, что *H. obtusifolium* в приведенном на этикетке местонахождении встречается или естественно, в свойственных ему экологических условиях, или как заносное растение. Интересно отметить, что Сумгаит находится напротив расположенного на восточном берегу Каспийского моря Красноводска, одного из пунктов «locus classicus» *H. obtusifolium*. Вид встречается и в Копетдаге и вполне мог проникнуть на западное побережье Каспийского моря. Townsend (1986 : 134) выражает удивление по поводу отсутствия *H. obtusifolium* в северо-западном Иране. К сожалению, нахождение этого вида под Сумгаитом не подтверждено новыми сборами, и нет данных о других его местонахождениях в Азербайджане. Вид не упоминается во «Флоре Азербайджана» (Карягин, 1955). Возможно, *H. obtusifolium* встречался прежде в Дагестане, в окрестностях г. Тарки, как отмечено на этикетке типового образца этого вида и в тексте работы E. Eichwald (1831, 1833). Если аборигенность *H. obtusifolium* на Кавказе впоследствии будет доказана, то он окажется единственным видом, общим для Кавказа и Средней Азии. В последнем регионе встречается 20 видов (Ковалевская, 1983). Из них, кроме *H. obtusifolium*, на Кавказе обнаружен еще один вид — *H. versicolor* Fisch. et C. A. Mey. (1845, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. Pétersb. 3 : 307; Введ., 1949, во Фл. СССР 14 : 224; Ковалевск., 1983, в Опред. раст. Средн. Азии 7 : 45). Он описан из Юго-Вост. Казахстана (Чу-Илийские горы) и широко распространен в Средней Азии (где иногда сорничает), а также в центральном Иране и Афганистане (Townsend, 1966a). Гербарный образец *H. versicolor* («Окр. Геленджика, 1936, Е. Г. Черняковская» — LE!) был ошибочно отнесен А. А. Гроссгеймом к *H. ciscaucasicum* (Rupr.) Grossh. Townsend, определивший этот образец в 1965 г. как *H. versicolor*, сделал на нем пометку: «Locality strange! Labels transposed ?». Действительно, нахождение данного вида, свойственного Юго-Западной и Средней Азии, в Северо-Западном Закавказье вызывает сомнение, даже если допустить, что он найден здесь как заносное растение. Геленджик является часто посещаемым ботаниками местом, и поэтому *H. versicolor* мог быть собран там повторно. Можно предположить вслед за Townsend, что рассматриваемый образец был неправильно этикетирован.

2. *H. tenue* Boiss., 1867, Fl. Or. 1 : 932; Гроссг., 1932, Фл. Кавк. 3 : 19; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 195; Введ., 1949, во Фл. СССР 14 : 217; Карягин, 1955, во Фл. Азерб. 6 : 78; Сахокия, 1962, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 51; В. Е. Авет., 1973, во Фл. Арм. 6 : 173; C. C. Towns., 1986. in Hooker's, Ic. Pl. 44, 1—3 (Taxonom. revis. *Haplophyllum*): 219, tab. 3946. — *H. villosum* (Bieb.) G. Don var. *glabrescens* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou 12 (Aufz. Transkauk. Pers.): 51, p. p., quoad pl. ex Alyndschaithal.

Описан из Азербайджана (Нахичеванская АР) («Hab. in valle Alyndschaï Armeniae Rossicae (Buhse!)»); typus: Азербайджан (Нахичеванская АР): «Alyndschai-Thal, May 1847, N 312/1, Buhse» fide Townsend, 1986 (G; isotypus: «312/1 Alyndschatschai-Thal, V [18] 47, Buhse» — LE!).

Сухие каменистые горные склоны. — **Армения:** Южн. Закавк.: Дар. (между пос. Арпа и Ехегнадзор). — **Азербайджан:** Южн. Закавк.: Нах. (Шахбуз, Келяны, Карабаба, Ахура, р. Алинджа-чай, юго-зап. склоны Зангезурского хр. близ р. Кюкю-чай). — Общ. распр.: эндемик Южн. Закавказья (Армения и Нахичеванская АР).

Приведенное в протологе *H. tenue* местонахождение «in valle Alyndschaï» (долина р. Алинджа-чай) находится на территории Нахичеванской АР, которая прежде, в XIX в., входила в состав Армении. Поэтому в протологе и указано «Arme-

nia Rossica». В связи с этим ошибочным является указание Townsend (1986 : 219) при цитировании типа *H. tenue*: «U. S. S. R., Armenia». Для Армении *H. tenue* приведен мною на основании гербарного экземпляра, хранившегося в LE среди неопределенных сборов: «Даралагёз, между поселками Арпа и Ехегнадзор, 1959, Я. Мулкиджанян». По-видимому, это единственный достоверный сбор из Армении. Во «Флоре Армении» (Аветисян, 1973 : 173) в отношении данного вида указано: «Приводится для Армении», но не дано ссылки на соответствующие источники. М. Ф. Сахокия (1962) во 2-м издании «Флора Кавказа» указывает *H. tenue* для 3 пунктов Армении: Вагаршапат (ныне Эчмиадзин), Арпа и Малишка. Однако место хранения гербарных образцов из названных пунктов неизвестно. Следует отметить, что последние 2 пункта находятся в том же ботанико-географическом районе (Дарелегисском), что и местонахождение обнаруженного мной гербарного образца *H. tenue*.

Как отмечает Townsend (1986 : 220), *H. tenue* более близок к южно-иранскому виду *H. canaliculatum* Boiss., чем к другим видам рода. По мнению этого автора, *H. tenue* образует гибриды с *H. villosum*.

Характерной особенностью вида является наличие крупных железок на лепестках и прутьевидных стеблей, имеющих в нижней трети пурпурную окраску.

3. *H. villosum* (Bieb.) G. Don, 1831, Gen. Hist. Pl. 1 : 780; Boiss., 1867, Fl. Or. 1 : 931; Гроссг., 1932, Фл. Кавк. 3 : 19; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 195; Введ., 1949, во Фл. СССР 14 : 218; Кем.-Нат., 1950, во Фл. Груз. 6 : 59; Карягин, 1955, во Фл. Азерб. 6 : 81; Сахокия, 1962, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 51; C. C. Towns., 1966, in Rech. f., Fl. Iran. 36 : 10; id., 1967, in Davis, Fl. Turkey 2 : 505; id., 1986, in Hooker's Ic. Pl. 44, 1—3 (Taxonom. revis. *Haplophyllum*): 225, tab. 3947 et 3948; В. Е. Авет., 1973, во Фл. Арм. 6 : 171; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 190; Лач., 1983, во Фл. Груз., изд. 2, 8 : 113. — *Ruta villosa* Bieb., 1798, Tabl. Prov. Casp.: 114. — *R. parviflora* Desf., 1808, Choix Pl. Coroll. Tournef.: 71, tab. 54 (typus: Грузия, «Ruta iberica Linaria folio») Tournefort Herb. 2201 (P, holotypus fide Townsend, 1986; IDC, microfiche Neg. 107, N 15!).

Описан из Азербайджана, с северо-восточного склона Главного Кавказского хребта (близ горы Бешбармак) («Habitat in provinciae Schirvann editis apricis circa saxum Beschbarmak»); typus: Азербайджан, «Ex montibus Schirvanensibus. a. 1796 [M. Bieberstein]» (LE!).

Сухие глинистые, каменистые и щебнистые склоны, на сорных местах; до среднего горного пояса. — **Россия:** Вост. Предкавк.: В. Ставр. (Буденновский р-н, близ с. Орловки на р. Куме), Тер.-Кум.; Вост. Кавк.: В. Сулак. (Казбековский р-н — Меатлы), Ман.-Самур. (Каякент, Дербент и между Дербентом и Хузни); Сев.-Зап. Закавк.: Анап.-Гел. (окрестности Геленджика). — **Грузия:** Центр. Закавк.: Карт.-Ю. Ос. (Карталиния — в районе Тбилиси), Триал.-Н. Карт. (Сомхетия); Вост. Закавк.: Иорск.-Шек. (Каре-Кахетия; Гардабани: Караяцкая степь). — **Армения:** Юго-Зап. Закавк.: Джав.-В. Ах.; Южн. Закавк.: Ерев. Занг., Мегри-Зан. (район Мегри — Карчеван). — **Азербайджан:** Вост. Кавк.: Кубин. (Бешбармак, Дивичи, Ата-чай и др.); Вост. Закавк.: Ширв. (Шемаха, Пирсагат), Иорск.-Шек., Мург.-Муровд. (Акстафа, Казах, Гянджа и др.), Н. Кур. (Геокчай, район Сальяны — Муганская степь), Караб. (между Шушой и Лачином, Агдам); Южн. Закавк.: Нах. (Азнабюрт, р. Джагри-чай; между р. Джагри-чай и Кульшанабадом, Эрезин, Пайыз, окрестности г. Нахичевани), Ю. Караб. (Джебраил и Физули, бывш. Карягино); Талыш. — Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (крайний восток Турции, сев.-зап. Иран).

У *H. villosum*, как и у близкого вида *H. ciscaucasicum*, железки, покрывающие сегменты коробочек, сливаются своими белыми краями, образуя поперечные «хребтики», наиболее заметные в понижениях между сегментами. Эта особенность, отмеченная C. C. Townsend (1986), а также раннее опадение чашелистиков, хорошо отличают данные виды от всех других кавказских представителей рода *Haplophyllum*.

Для Вост. Предкавказья (Тер.-Кум.) вид приведен по литературным данным (Немирова, Данилевич, 1995). В Северо-Западном Закавказье известен только по 3 образцам (LE!), собранным в XIX и начале XX вв. Образец, приведенный А. С. Зерновым (2000) для этого региона («Окр. Геленджика, 1936, Е. Г. Черняковская» — LE!), принадлежит *H. versicolor* (см. комментарий к *H. obtusifolium*).

4. *H. ciscaucasicum* (Rupr.) Grossh. et Vved., 1949, во Фл. СССР 14 : 218; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 195, cum auct. comb. Grossh.; Сахокия, 1962, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 51, cum auct. comb. Grossh.; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 191. — *H. villosum* (Bieb.) G. Don var. *ciscaucasicum* Rupr., 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 7, 15, 2 (Fl. Cauc. 1): 278. — *H. villosum* subsp. *ciscaucasicum* (Rupr.) C. C. Towns., 1978, Kew. Bull. 33, 1 : 130; id., 1986, in Hooker's Ic. Pl. 44, 1—3 (Taxonom. revis. *Haplophyllum*): 226.

Описан из Западного (р. Кубань) и Центрального (окрестности г. Кисловодска) Кавказа («In promont. bor. occid. alt. 400—500 hex. (Meyer a. 1778 sub *Ruta*), scil. in collibus gypsaceis versus fl. Kuban non longe a castello Dsheguta, alt. 400 hex., 18 Iul. fl. primis specimina debiliora; vegetatiora in rupestr. montium versus Kislowodsk alt. 500 hex. 10 Aug. fl. defl. (Meyer herb. et mss. 1, 71, 137)»); lectotypus (Townsend, 1978: 130, 1986 : 226, «holotypus»; Egorova, hoc loco): Карачаево-Черкесская Республика, «Ruta villosa?, Enum. cauc. casp. N 1778, Kuban, Meyer» (LE!).

Сухие глинистые и каменистые и известняковые склоны, гипсоносные обнажения. — **Россия:** Зап. Кавк.: Бело-Лаб. (Мостовский р-н, Псебай, хр. Герпегем), Уруп-Теб. (ст. Усть-Джегутинская, бывш. Бибердовский аул, Черкесск), В. Куб. (Учкулан, Хурзук); Центр. Кавк. В. Кум. (Кисловодск, Нарзан, ст. Подкумок в районе Пятигорска). — Общ. распр.: эндемик Большого Кавказа.

Из протолога *H. villosum* var. *ciscaucasicum* Rupr. (=*H. ciscaucasicum*) следует, что описание таксона основано на нескольких синтипах. Цитированный выше экземпляр является одним из них, вследствие чего он указан Townsend (1978, 1986) как «голотип» ошибочно. Поэтому эта категория типа заменена здесь на «лектотип». Следует заметить, что экземпляр, обозначенный как лектотип, процитирован в протологе посредством ссылки на растение («Meyer a 1778 sub Ruta»), которое приведено в работе C. A. Meyer (1831) «Verzeichniss der Pflanzen ...», в ее основной части «Enumeratio plantarum in montibus Caucasicis atque in Provincis Caspiis collectarum» как «1778. *Ruta villosa*» с указанием: «In promontorio Caucasi occidentalis (alt. 400—500 hexap)». На этикетке лектотипа имеется тот же номер, что и в работе Мейера и указание «Kuban» без конкретного местонахождения.

В LE есть синтип *H. villosum* var. *ciscaucasicum*: «In rupibus montium versus [неразборчиво] Kislowodsk, 10 aug.» (LE!), но нет другого синтипа, собранного на Кубани 18 VII [sine anno], неподалеку от крепости (или укрепления) Джегуты (non longe a castello Dsheguta), ныне ст. Усть-Джегутинская). Указание во «Флоре СССР»(Введенский, 1949), что *H. ciscaucasicum* описан из окрестностей ст. Джегутинской, является не вполне точным. Согласно протологу, часть сборов вида была сделана на р. Кубани, однако не только в окрестностях ст. Джегутинской, так как на экземпляре Мейера (лектотипе), собранном на Кубани (в пределах Зап. Кавказа) конкретный пункт сбора не обозначен.

H. ciscaucasicum очень близок к *H. villosum*, но отличается от него рядом морфологических признаков (см. ключ) и имеет самостоятельный ареал, являясь эндемиком Зап. и Центр. Кавказа, где *H. villosum* не встречается. Несмотря на некоторое захождение признаков (окраска и степень опушения растений), по их совокупности *H. villosum* и *H. ciscaucasicum* могут быть идентифицированы без особенных затруднений. Характерной особенностью *H. ciscaucasicum* является наличие у сегментов завязей и плодов очень крупного ромбовидного придатка, резко суженного в коническую верхушку, которая, вопреки указанию А. И. Введенского (1949 : 218), не является крючковидно изогнутой.

Судя по литературным данным (Галушко, 1980 : 191), вид известен также в Адагуш-Пшишском районе Зап. Кавказа и Анапа-Геленджикском районе Сев.-Зап. Закавказья. Указание для последнего района, возможно, основано на образце («Окр. Геленджика, 1936, Е. Г. Черняковская» — LE!), ошибочно определенном как *H. ciscaucasicum*, но в действительности принадлежащем к *H. versicolor* (см. комментарий к *H. obtusifolium*).

5. *H. shelkovnikovii* Grossh., 1927, Beih. Bot. Centralbl. 44, 2, 2 : 225; Гроссг., 1932, Фл. Кавк. 3 : 20; он же, 1949, Опред. раст.Кавк.: 195 («*schelkovnikovii*»); Введ., 1949, во Фл. СССР 14 : 219 («*schelkovnikovii*»); Карягин, 1955, во Фл. Азерб. 6 : 81 («*shelkovnikovii*»); Сахокия, 1962, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 50; C. C. Towns., 1966, Kew Bull. 20 : 97; id., 1967, in Davis, Fl. Turkey, 2 : 505; В. Е. Авет., 1973, во Фл. Арм. 6 : 171 («*schelkovnikovii*»).

Описан из Азербайджана (Нахичеванская АР, окрестности ж.-д. ст. Джульфа) («Transcaucasia, distr. Nachitschevan, prope st. viae ferr. Dzhulfa, vad fines Persiae, 570 m; in schistosis et inter segetes. Fl. 20 V 1923. Fr. 8 VI 1924. Leg. A. Grossheim»); lectotypus (Townsend, 1986 : 231): «Distr. Nachitshevan, prope Dzhulfa, 20[19] V 1923, A. Grossheim» (LE!, isolectotypus ERE).

Сухие глинистые, глинисто-каменистые и щебнистые склоны.

Азербайджан: Южн. Закавк.: Нах. (Диза; район Шахбуза — Бадамлы; Бузгов; район Нахичевани — Сираб, р. Джахри-чай, с. Пайыз; окр. Джульфы и между Джульфой и Аза; Ордубадский р-н — Ганза). — Общ. распр.: ? эндемик.

В протологе *H. shelkovnikovii* процитировано 2 сбора из одного и того же пункта, но с разными датами. В качестве лектотипа C. C. Townsend (1986) процитировал экземпляр с датой 20 V 1923, указав, что он хранится в Гербарии LE. Однако единственный хранящийся в LE экземпляр, собранный А. А. Гроссгеймом близ Джульфы и тестированный им как «*Haplophyllum shelkovnikovii*, sp. n.», датирован «19 V 1923». Этот экземпляр Townsend не обозначил в Гербарии как лектотип, хотя он и видел его, на что указывает его пометка «Kew negative N 6309, 29 XI 1963». На этикетке данного образца отмечено: «Herbarium Musei Armeniae. Expeditio Araxensis 1923». В связи с этим возникло предположение, что образцы с датой «20 V 1923», а также «8 VI 1924» находятся в Гербарии Института Ботаники НАН Армении (ERE) в г. Ереване. В статье В. Е. Аветисян и М. Я. Асатрян (2000), посвященной типовым материалам по таксонам из разных семейств, хранящимся в ERE, указано: «*Haplophyllum schelkovnikovii* Grossh. Specimina authenica». Благодаря любезности К. Г. Таманян мне стало известно, что в ERE имеется 2 экземпляра, обозначенных как «specimen authenticum». Один из них (с датой 19 V 1923) является дубликатом экземпляра, хранящегося в LE, место сбора другого образца («Distr. Nachitshevan, inter Dzhulfa et Aza, 24 V 1923»), также тестированного А. А. Гроссгеймом как *Haplophyllum shelkovnikovii* sp. n., не процитировано в протологе вида. Таким образом, образца из Джульфы, датированного «20 V 1923», по-видимому,

не существует, и остается допустить, что в протологе допущена ошибка в написании даты — 20 V вместо 19 V. Ереванский дубликат хранящегося в LE лектотипа *H. shelkovnikovii* следует считать изолектотипом. Дубликат цитированного в протологе сбора «8 VI 1924», названный C. C. Townsend (1986) изосинтипом, хранится, по его данным, в Вене (W). Именно этот экземпляр *H. shelkovnikovii* (а не лектотип) изображен в работе Townsend (1986: tab. 3949) в качестве иллюстрации к виду *H. wanense* Freyn, с которым он (Townsend, 1986 : 231) отождествил *H. shelkovnikovii*. Заметим, что растения, представленные на лектотипе *H. shelkovnikovii*, находятся в самом начале бутонизации, вследствие чего у них не выражены важные в роде *Haplophyllum* диагностические признаки — характер поверхности завязей и коробочек. На упомянутой же таблице имеется рисунок зрелой коробочки. Это свидетельствует о том, что рисунок сделан с цитированного в протологе экземпляра с более поздней датой сбора (8 VI 1924). Неясно, почему Townsend (1986) предпочел иллюстрировать *H. wanense* не типом этого вида, а изосинтипом *H. shelkovnikovii*.

H. wanense Freyn ((1901, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 1 : 262). — Holotypus: «Turkey, Prov. Van, Warak Dagh, in fields, alt. 7500 ft. (2270 m), 25 VI 1899, Kronenburg 163 in Herb. Freyn» — BRNM fide Townsend, 1986 : 231) описан из юго-восточной Турции (район озера Ван) и известен, согласно Townsend (1986), еще из одного пункта в Турции (Prov. Bitlis, Tatvan-Van) и одного в Иране (Prov. Azerbaijan orient., 20—30 km NE of Tabriz). Без изучения типа *H. wanense*, хранящегося в Брно (BRNM), и другого материала по этому виду, нельзя решить вопрос, конспецифичны ли *H. wanense* и *H. shelkovnikovii*. C. C. Townsend, видевший типовые образцы обоих видов и объединивший эти виды под приоритетным названием *H. wanense*, по-видимому, все же не был уверен в их идентичности. Так, характеризуя *H. wanense* наличием на сегментах коробочек маленького, неясно выраженного придатка, в примечании к этому виду Townsend (1986 : 232) указывает, что у хранящегося в Вене изосинтипа *H. shelkovnikovii* (т. е. у процитированного в протологе сбора с датой 8 VI 1924) придаток явственно выражен на верхней поверхности каждого сегмента почти зрелых коробочек и имеет вид более крупного бугорка [по сравнению с мелкими бугорками, покрывающими почти всю поверхность завязей и коробочек]. Заметим, что характер придатка, степень его выраженности, а также сам факт его наличия или отсутствия является одним из существенных признаков в систематике рода *Haplophyllum*. Следует сказать, что в оригинальном описании *H. shelkovnikovii* сказано, что доли завязи без придатков. Действительно, у растений лектотипа, собранных, как было указано выше, в начале бутонизации, придатков естественно нет. Но на другом, процитированном в протологе образце (с датой «8 VI 1924») они имеются, согласно данным C. C. Townsend (см. выше). Кроме того, они хорошо выражены на образце, собранном Ю. Н. Вороновым в ущелье Аракса близ Джульфы 21 V 1914 (LE) и определенном А. А. Гроссгеймом как *H. shelkovnikovii*. Гроссгейму некритически последовал целый ряд авторов (Введенский, 1949; Карягин, 1955; Сахокия, 1962; Аветисян, 1973), что, возможно, связано с недостатком гербарного материала, которым они располагали. Изучение большой серии сборов (LE), сделанных в 1971—1973 гг. Н. Исаевым и другими коллекторами в разных районах Нахичеванской АР и несомненно принадлежащих к *H. shelkovnikovii*, показало, что для этого вида характерно наличие хорошо выраженного придатка в виде продолговатой выпуклины или довольно крупного бугорка, расположенного обычно в верхней трети каждого сегмента сформировавшейся завязи и коробочки. Вопреки указанию А. А. Гроссгейма в протологе *H. shelkovnikovii* на то, что листья у этого вида неразделенные, у виденных им экземпляров, а также и у многих других, листья варьируют в пределах одного растения от цель-

ных до трехрассеченных; довольно редко встречаются растения только с цельными листьями. Вид варьирует также по степени опушения завязей и коробочек, которые более или менее сильно опушены по всей поверхности или только на внутренней поверхности либо рассеянно опушенные или почти голые. Опушенными или голыми могут быть чашелистики, стебли и ветви соцветия.

Как показало изучение определенного мной материала (см. выше), *H. shelkovnikovii* довольно широко распространен в Нахичеванской АР, и, по всей вероятности, эндемичен для этой территории. Следует отметить, что в LE хранятся 2 гербарных образца этого вида из Карабаха («distr. Karabach, 1882, NN 51, 53 mis. [прислал] M. N. Smirnov» — LE!). Этот сбор процитирован в монографии Townsend (1986) среди образцов из Нахичеванской АССР (ныне Нахичеванская АР). Такие этикетки имеют и 2 образца следующего вида — *H. kowalenskyi*. При цитировании этих образцов Townsend (1986 : 240) высказал предположение, что местонахождение «distr. Karabach» применительно к данным видам находится в Нахичеванской АССР и его современное название — Карабаглар [этот пункт расположен к юго-востоку от Норашена]. А. А. Гроссгеймом (1949) и И. И. Карягиным (1955) не были учтены рассматриваемые образцы обоих видов, поскольку Карабах не упоминается в работах данных авторов. Но в обработке рода *Haplophyllum*, сделанной М. Ф. Сахокия (1962) во «Флоре Кавказа», местонахождение «Карабах (Смирнов)» включен в Нахичеванский район, что согласуется с приведенным выше мнением Townsend. По всей вероятности, на территории, соответствующей Карабаху в его современном понимании, ни *H. shelkovnikovii*, ни *H. kowalenskyi* не встречаются.

6. *H. kowalenskyi* Stschegl., 1851, Bull. Soc. Nat. Moscou 24, 2 : 467, tab. 13, fig. 1; Введ., 1949, во Фл. СССР 14 : 212; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 195; Сахокия, 1962, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 50; C. C. Towns., 1966, in Rech. f., Fl. Iran. 36 : 9; id., 1986, in Hooker's Ic. Pl. 44, 1—3 (Taxonom. revis. *Haplophyllum*): 239, tab. 3951; В. Е. Авет., 1973, во Фл. Арм. 6 : 171. — *H. subcordatum* Bunge ex Boiss., 1867, Fl. Or. 1 : 932 (isotypus: Iran, «Prope Tabriz, inter Marand et Dzulfa, June, 1859, Bunge» — K fide Townsend, 1986 : 239).

Описан из Закавказья; lectotypus (Egorova, hoc loco): [Icon], Stschegleev, 1851, l. c., tab. 13, fig. 1.

Сухие песчаные и каменистые места; в нижнем и среднем горном поясе. — **Азербайджан:** Южн. Закавк.: Нах. (Джульфа, между Джульфой и Джамалдином, между Джульфой и Дарали, р. Алинджа-чай; между селами Парага и Уступи). — Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (Иран — пров. Азербайджан).

В протологе *H. kowalenskyi* нет данных о месте сбора вида. Но из названия работы, включающей описание *H. kowalenskyi* — «Description de quelques plantes du Caucase nouvelles ou plu connues S. Stschégléew», следует, что вид был описан с Кавказа, точнее из Южн. Закавказья, так как это растение в пределах Кавказа известно только в Нахичеванской АР. Комментарии по поводу 2 гербарных образцов этого вида, на этикетках которых обозначено «в районе Карабах» («in distr. Karabach, N 51, mis. [прислал] M. N. Smirnov 1882» — LE!), даны при *H. shelkovnikovii* (см. выше), 2 образца которого снабжены аналогичными этикетками.

7. *H. armenum* Spach, 1849, Ann. Sci. Nat., sér. 3, Bot. 11 : 179; Boiss., 1867, Fl. Or. 1 : 927; C. C. Towns., 1966, Kew Bull. 20, 1 : 90; id., 1967, in Davis, Fl. Turkey 2 : 500; id., 1986, in Hooker's, Ic. Pl. 44, 1—3 (Taxonom. revis. *Haplophyllum*): 273, tab. 3959; В. Е. Авет., 1973, во Фл. Арм. 6 : 171; Лач., 1983, во Фл. Груз., изд. 2, 8 : 112. — *H. bourgaei* Boiss., 1867, Fl. Or. 1 : 928; Гроссг., 1932, Фл. Кавк. 3 : 19; он же,

1949, Опред. раст. Кавк.: 195; Введ., 1949, во Фл. СССР 14 : 211; Сахокия, 1962, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 52. — *H. ibericum* Kem.-Nath., 1963, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 23 : 35; Kem.-Nath., 1950, во Фл. Груз. 6 : 57, nom. inval., descr. georg.; Сахокия, 1962, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 52, nom. inval., descr. ross.

Описан из Турции (Анатолия) («Armenia legerunt Aucher-Eloy! (ex parte N 818 in Herb. Mus. Paris) et Coquebert de Montbret! (Herb. Webb.)»); lectotypus (Townsend, 1986 : 273): Asia Minor «Aucher-Eloy 818» (P, isolectotypus G fide Townsend, 1986 : 272); syntypus: «Armenia, Montbret» (Fl, isosyntypus W fide Townsend, 1986 : 273).

Сухие каменистые и щебнистые склоны. — **Грузия:** Зап. Закавк.: Адж. (Абастуман); Центр. Закавк.: Карт.-Ю. Ос. (Карталиния: Боржоми, Тбилиси); Юго-Зап. Закавк.: Месх. (Ахалцихе, Аспиндза). — **Армения:** Юго-Зап. Закавк.: Араг. (пос. Мастара в окрестностях горы Арагац). — Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (сев. и центр. районы восточной Турции).

Согласно протологу, *H. armenum* описан из Армении, но, по-видимому, с территории, относящейся в настоящее время к Малой Азии. Как указывает Townsend (1966b : 91), на хранящемся в Кью (K) экземпляре «Aucher-Elay 818», принадлежащем к *H. armenum*, обозначено «Asia Min.».

Во «Флоре Армении» (Аветисян, 1973 : 171) в отношении *H. armenum* отмечено: «Приводится для Армении», но не дана ссылка на конкретное местонахождение. Под названием *H. bourgaei* Boiss. А. А. Гроссгейм (1932) указал этот вид для «Ар.: Эр. [Эриванская губ.]», а М. Ф. Сахокия (1962) его местонахождение привел как «Арм. (Мастара)». 2 экземпляра (под названием *H. bourgaei*) из Мастары — пункта, находящегося в Армении, в районе горы Арагац, — имеются в LE; собраны они в конце XIX в.: «Armenia rossica, inter montes Alagös [Арагац] et Bogatlu prope pagum Mastara, Junio 1875, G. Radde». Новых сборов из этого местонахождения нет.

Для Зап. Закавказья (Аджария) вид приведен по данным М. Ф. Сахокия (1962). Во «Флоре Грузии» (Лачашвили, 1983) и в «Определителе растений Аджарии» (Дмитриева, 1990) вид для этого региона не указывается.

Растения, относящиеся здесь к *H. armenum*, обозначались в ряде флористических сводок по Кавказу (Гроссгейм, 1932, 1949; Сахокия, 1962) и во «Флоре СССР» (Введенский, 1949) как *H. bourgaei* Boiss., l. c. Этот вид был описан из северо-восточной Турции (иль Гюмюшхане[1]) («Hab. in praeruptis Armeniae Turcicae ad Gumuchkhané (Bourg! Tchih! sub *H. armeno*); typus — G; isotypus: Турция, «...ravins pres Gumusch-Khani, 9 VI 1862, Bourgeau» — K fide Townsend, 1986 : 273).

Автор описания *H. bourgaei*, E. Boissier, отличал этот вид от *H. armenum* более крупными и почти гладкими лепестками и формой сегментов чашечки. По мнению Townsend (1966b), которое мы разделяем, описание *H. bourgaei* основано на вариабельных признаках, варьирующих у *H. armenum* и у многих других видов рода *Haplophyllum*. *H. bourgaei*, изотип которого был изучен Townsend, так же как и лектотип *H. armenum*, был синонимизирован им с названием последнего вида (Townsend, 1966b, 1967, 1986). Хотя у меня не было возможности исследовать типовой материал по рассматриваемым видам, сравнение хранящихся в LE образцов из Гюмюшхане (locus classicus *H. bourgaei*), собранных P. Sintenis в 1894 г., с образцами из другого региона Турции — иля Артвин (бывш. Артвинский округ, относившийся к территории Турецкой Армении) (сборы Ю. Н. Воронова 1907, 1911 гг. и С. Туркевича 1914 г. — LE!), определенных Townsend как *H. armenum*, показало, что весь

---

[1] Указание во «Флоре Армении» (Аветисян, 1973) на то, что из Гюмюшхане был описан *H. armenum*, является ошибочным.

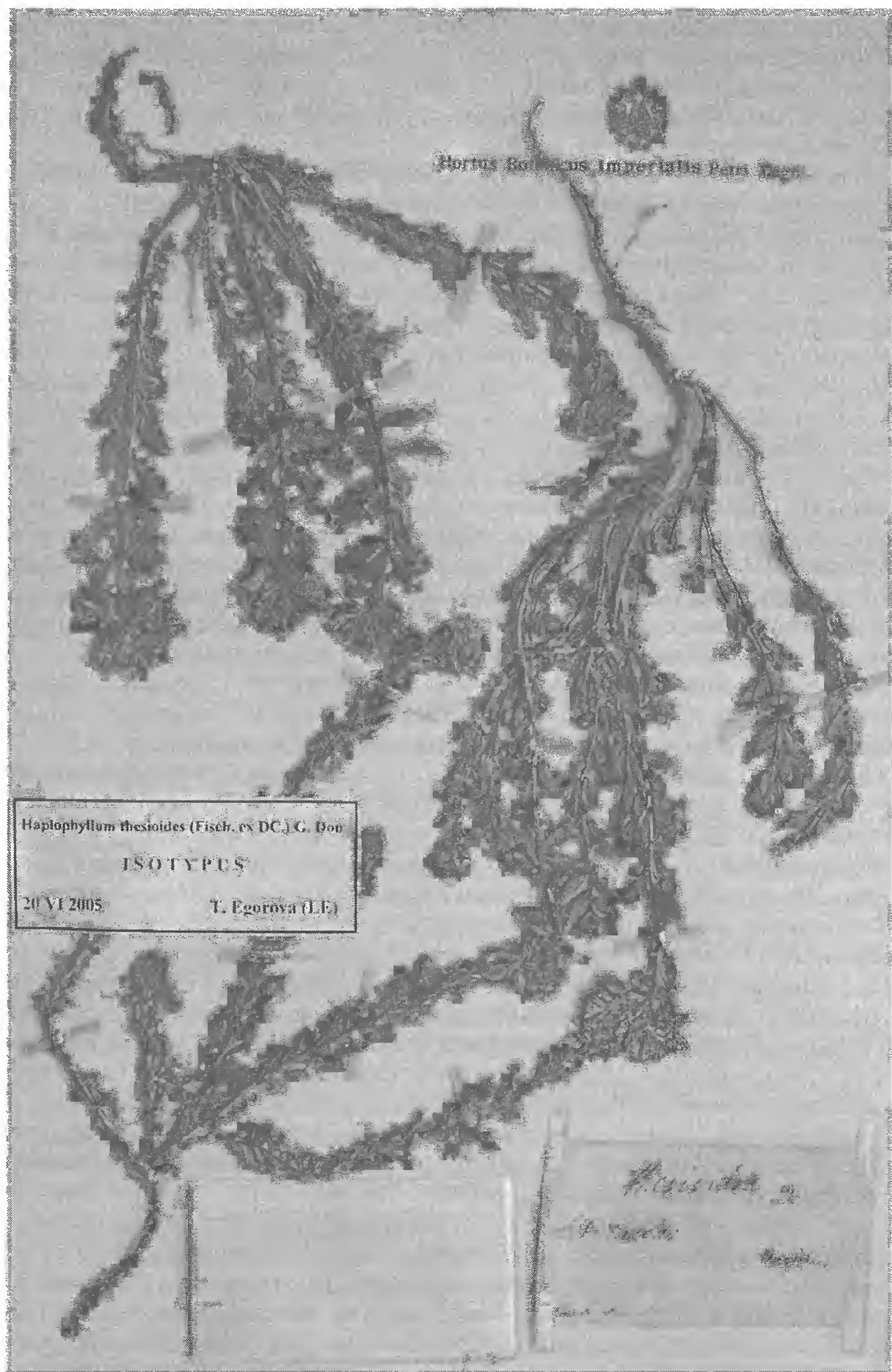
доступный нам соответствующий гербарный материал из Турции, принадлежит к одному виду — *H. armenum*. К этому виду принадлежат и неотличимые от турецких гербарные образцы из Армении (Мастара) и Грузии, прежде относимые к *H. bourgaei*. Они тестированы С. С. Townsend в Гербарии LE в 1965, 1974 и 1975 гг. как *H. armenum*.

Л. М. Кемулариа-Натадзе (1963) отнесла все грузинские образцы, ошибочно принимаемые по ее мнению за *H. bourgaei*, к описанному ею виду *H. ibericum* Kem.-Nath. (typus: Грузия, «Meskhetia, circa urb. Akhalzikhe, 23 VII 1936, D. Sosnowsky, L. Kemularia-Nathadze, I. Mandenova» — TBI). Согласно Кемуларии-Натадзе, *H. ibericum* отличается от *H. bourgaei* отсутствием апикального придатка на сегментах завязи и коробочки. Я не видела типа *H. ibericum*, но у хранящегося в LE топотипа этого вида («Georgia. Distr. Akhalzikhe. In collibus argillosis prope urb. Akhalzikhe. 17 VIII 1936, D. Sosnowsky, L. Kemularia-Nathadze, I. Mandenova» — LE!) имеются небольшие, но явственные придатки на сегментах завязей и коробочек. Хорошо развиты придатки у образца: «Achalzich, 1874, G. Radde, Herb. Trautvetter» (LE!). Они хорошо выражены и у растений из сборов W. Massalsky — «Herbarium Transcaucasicum 1885—1886» (LE!), причем на некоторых сегментах одной и той же завязи ясно видно, что придатки могут деформироваться при гербаризации. На топотипе одного из двух паратипов («Боржоми, 30 VI 1888, И. Акинфиев» — LE!) на одних сегментах хорошо выражен придаток, на других он плохо заметен, возможно, вследствие деформации. У паратипа: «Боржоми, 28 VI 1888, И. Акинфиев» (LE!) только на некоторых сегментах есть придаток. Придатки не выражены у образца «Тифлис, на выс. 1500 ф., 26 VI 1887, И. Акинфиев» (LE!).

Анализ грузинского материала показывает, что в основном придатки у завязей и коробочек хорошо развиты, а их отсутствие, по-видимому, вызвано механическими причинами (деформацией при гербаризации). В связи с выше сказанным видовая самостоятельность *H. ibericum* не может быть признана. Заметим, что *H. ibericum* был синонимизирован Townsend (1966b, 1986) и И. Я. Лачашвили (1983) с *H. armenum*, но без каких-либо комментариев.

8. *H. thesioides* (Fisch. ex DC.) G. Don, 1831, Gen. Hist. Pl. 1 : 780; Boiss., 1867, Fl. Or. 1 : 926; О. и Б. Федч., 1906, Consp. Fl. Turkest. 1 : 157; C. C. Towns., 1967, in Davis, Fl. Turkey 2 : 499; id., 1968, in Fl. Europ. 2 : 228, excl. pl. e Don infer; id., 1986, in Hooker's Ic. Pl. 44, 1—3 (Taxonom. revis. *Haplophyllum*) : 295, tab. 3963; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 191; Чер., 1981, Сосуд. раст. СССР: 455; он же, 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. гос.: 985; Добычина, 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 213; Линч., 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 333; А. Зернов, 2000, Раст. Сев.-Зап. Закавк.: 75. — *Ruta thesioides* Fisch. ex DC., 1824, Prodr. 1 : 712. — *Haplophyllum tauricum* Spach, 1849, Ann. Sci. Nat., sér. 3, Bot. 11 : 178; Гроссг., 1932, Фл. Кавк., 3 : 19; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 195; Сахокия, 1962, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 52. — *H. congestum* Spach var. *tauricum* (Spach) Boiss., 1867, l. c.: 926. — *Ruta linifolia* auct. non. L.: Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 309. — *Haplophyllum suaveolens* auct. non (DC.) G. Don: Введ., 1949, во Фл. СССР 14 : 207; Вульф, 1953, во Фл. Крыма 2, 3 : 36; Чернова, 1972, в Опред. высш. раст. Крыма: 296; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 215.

Описан, согласно протологу, с восточного побережья Каспийского моря («ad littus orientali maris Caspici. Mangishlag»), но в действительности из Крыма (см. ниже); holotypus: «*Ruta thesioides* fischer, ad littus orientale maris Caspici, Mangischlag. Hb. Fischer 1822» (G-DC), IDC microfiche, Neg. 265, N 22; isotypus: «*thesioides* m. Hb. Pallas. Hb. Fischer. Mangishlak» (LE!) (см. рисунок).



Изотип *Haplophyllum thesioides*.

На сухих каменистых склонах; в нижнем горном поясе.

Россия: Сев.-Зап. Закавк.: Анап.-Гел. (окр. Новороссийска: хр. Маркотх, Сахарная голова, Пенайский маяк). — Общ. распр.: Юго-Вост. Европа (Болгария; Украина: Крым), Юго-Зап. Азия (Турция, кроме восточных районов, на восток до Гюмюшхане).

Вопреки указанию в протологе *H. thesioides* и данным на этикетках типовых экземпляров, этот вид не произрастает на п-ове Мангышлак, как отметил А. И. Введенский (1949) во «Флоре СССР». Он предположил, что типовой материал *H. thesioides* был собран в Крыму, возможно в Мангупкале, и это название было ошибочно написано на этикетках как «Мангышлак». По мнению C. C. Townsend (1966b, 1986), другое место в Крыму, а именно Мангуш (теперь пос. Партизанское вблизи Симферополя, как установил названный автор) является более вероятным «locus classicus», чем Мангупкале. Однако знание точного места сбора типовых образцов *H. thesioides* является менее важным, чем сам факт происхождения их из Крыма. Хорошим доказательством этого может служить пометка на этикетке изотипа *H. thesioides*: «Hb. Pallas». По всей вероятности, типовые образцы этого вида были собраны П. С. Палласом в Крыму, так как хорошо известно, что он собирал растения в этом регионе. Палласом данные образцы были переданы Ф. Б. Фишеру, который послал их A. P. de Candolle , сообщив в письме, как указано в протологе, название вида «*Ruta thesioides*» (Fisch.! in litt.)». Это название почерком Фишера обозначено на цитированных выше типовых экземплярах *H. thesioides* (= *Ruta thesioides*). Изотип *H. thesioides* приведен мной в настоящей работе впервые.

А. И. Введенский (1949) отметил, что при изучении автентичных образцов *H. thesioides* он не обнаружил отличий этого вида от *H. suaveolens* (DC.) G. Don, вследствие чего объединил оба вида под названием последнего вида.

Описание *H. suaveolens*, данное Введенским во «Флоре СССР», соответствует протологу и типовым образцам *H. thesioides*. Настоящий же *H. suaveolens* приведен Введенским под неприоритетным названием *H. ciliatum* Griseb.

По мнению C. C. Townsend (1986), вывод Введенского о тождественности *H. suaveolens* и *H. thesioides* был основан на данных протолога *Ruta suaveolens* DC. (=*H. suaveolens*), в синонимию которого включен «*R. linifolia* Bieb. fl. taur. 1 : 309». Хранящийся в LE образец из Крыма, подписанный Ф. К. Биберштейном «*Ruta linifolia* », поскольку он был принят им за *R. linifolia* L. (вид, распространенный только в Испании), действительно принадлежит к *H. thesioides*. Однако нет никаких данных о том, что Введенский типифицировал *H. suaveolens* растением Биберштейна.

C. C. Townsend (1966, 1967, 1986) показал на основании изучения типового материала по *H. suaveolens*, из которого он выбрал лектотип (G-DC) (см. ниже), что этот вид и *H. thesioides* являются самостоятельными таксонами, хорошо различающимися главным образом по признакам чашелистиков, а также по особенностям структуры поверхности завязей и коробочек. Так, у *H. thesioides* чашелистики широкодельтовидно-яйцевидные, до почти округлых, тупые, редко островатые, по краям обычно выгрызенно-зубчатые, голые, иногда по краям реснитчато-волосистые. Сегменты завязей с крупным уплощенным апикальным придатком, который обычно выражен и у сегментов коробочки, но имеет меньшие размеры, чем у завязей; у *H. suaveolens* чашелистики ланцетовидные, острые, реже дельтовидно-яйцевидные, островатые, более или менее густо волосистые или только по краям реснитчато-волосистые, редко голые. Сегменты завязей с коротко-коническим апикальным придатком; сегменты коробочек с крупным апикальным бугорчатым придатком, который может быть рассечен на несколько коротких палочковидных придатков. Внешне *H. suaveolens* и *H. thesioides* очень сходны. *H. suaveolens* (DC.)

G. Don (1831, Gen. Hist. Pl. 1 : 780) описан из Крыма и Бессарабии (lectotypus (Townsend, 1966b : 86, id., 1986 : 287): «*Ruta linifolia*, Tauria, m. Steven 1817» — G-DC, IDC microfiche Neg. 265, N 17, p. p.!; isolectitypi — ?H, ?W fide Townsend, 1986). *H. suaveolens* встречается в Юго-Вост. Европе (Сербия, Македония, Греция, Болгария, Румыния, Европейская Турция), Вост. Европе (юг Украины: Одесская и Донецкая обл., Крым — окр. Евпатории и Керченский п-ов, очень редко; Молдавия; юг России: бассейн Нижнего Дона) и в Юго-Зап. Азии (западные районы Турции). Этот вид отмечен для Северо-Западного Закавказья А. А. Гроссгеймом (1949) без указания конкретного местонахождения и М. Ф. Сахокия (1962) для окр. Новороссийска. Для Северного Кавказа («the northern Caucasian region») *H. suaveolens* указан C. C. Townsend (1986 : 289). Однако все эти указания не подтверждены гербарным материалом. Не выявили *H. suaveolens* в Северо-Западном Закавказье и детальные исследования флоры данного региона, проведенные А. С. Зерновым (2000).

Благодарности

Выражаю искреннюю признательность К. Г. Таманян за сообщение о типовом материале *Haplophyllum shelkovnikovii*, хранящемся в Гербарии ERE, и Р. И. Гагнидзе за перевод на русский язык данных о распространении видов рода *Haplophyllum*, содержащихся во «Флоре Грузии».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Род *Haplophyllum* A. Juss. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Флора Армении. Ереван, 1973. Т. 6. С. 170—173.

Аветисян В. Е., Асатрян М. Я. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 5. *Polygonaceae — Ulmaceae* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 65—68.

Введенский А. И. Род Цельнолистник — *Haplophyllum* A. Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 200—227.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. 351 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1932. Т. 3. 405 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. Изд. 2. Тбилиси, 1990. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 278 с.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000. 130 с.

Карягин И. И. Род *Haplophyllum* Juss. — Цельнолистник // Флора Азербайджана. Баку, 1955. Т. 6. С. 77—81.

Кемулариа-Натадзе Л. М. Новые виды, описанные во «Флоре Грузии» // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1963. Т. 23. С. 30—42.

Ковалевская С. С. Haplophyllum Juss. — Цельнолистник // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 39—46.

Конспект флоры Кавказа / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб., 2003. Т. 1. 202 с.

Лачашвили И. Я. Род *Haplophyllum* Juss. // Флора Грузии. Изд. 2-е. Тбилиси, 1983. Т. 8. С. 111—113.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Немирова Е. С., Данилевич В. Г. К флоре северо-восточных и восточных районов Ставропольского края // Вестн. Ставроп. гос. ун-та. 1995. Вып. 2. С. 23—26.

Сахокия М. Ф. Род *Haplophyllum* Juss. / Под ред. Ан. А. Федорова. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2-е. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 48—52.

Eichwald E. Plantarum novarum vel minus cognitarum quas in itinere Caspio-Caucasico observavit. Vilnae; Lipsiae, 1831, 1833; 1831, Fasc. 1. P. 1—18; 1833, Fasc. 2. P. 19—42.

Meyer C. A. Verzeichniss der Pflanzen, welche während der, auf allerhöchsten Befehl, in den Jahren 1829 und 1830 unternommenen Reise im Caucasus und in den Provinzen am westlichen Ufer des Caspischen Meeres gefunden und eingesammelt worden sind. St. Petersburg, 1831. 241 S.

Townsend C. C. Haplophyllum / K. H. Rechinger (ed.). Flora Iranica. Flora des iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge. Graz, 1966a. N 36. P. 2—21. 8 tab.

Townsend C. C. Towards a revision of *Haplophyllum* A. Juss. (*Rutaceae*): I // Kew Bull. 1966b. Vol. 20. N 1. P. 89—97.

Townsend C. C. Haplophyllum Juss. / P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967. Vol. 2. P. 496—506.

Townsend C. C. Towards a revision of *Haplophyllum* (*Rutaceae*): IV // Kew Bull. 1978. Vol. 33. N 1. P. 127—131.

Townsend C. C. Taxonomic revision of the genus *Haplophyllum* (*Rutaceae*) // Hooker's Ic. Pl. Kew, 1986. Vol. 44. N 1—3. 336 p.

SUMMARY

The critical conspectus of the genus *Haplophyllum* in flora of the Caucasus, including 8 species is resulted. Data on species composition and geographic distribution of species are specified, the changes to their systematics and the nomenclature are made. Comments on typification are given; the isotype of *H. thesioides* is revealed, lectotypes of *H. ciscaucasicum* and *H. kowalenskyi* are designated. *H. suaveolens* is excluded from flora of the Caucasus; for the first time *H. tenue* and *H. armenum* are cited to Armenia and *H. obtusifolium* — to Azerbaijan. The key to species is given; the basic synonyms and data on types, ecology and geographic distribution are resulted.

УДК 582.941.1 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 10

© Т. В. Крестовская

НОВАЯ СЕКЦИЯ РОДА *STACHYS* (*LAMIACEAE*) ИЗ ЮГО-ЗАПАДНОЙ АФРИКИ

T. V. KRESTOVSKAYA. A NEW SECTION OF THE GENUS *STACHYS* (*LAMIACEAE*) FROM SOUTH-WEST AFRICA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Отдел Гербарий
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 09.03.2006

С территории Юго-Западной Африки (Намибия) описана новая монотипная секция рода *Stachys* L. — sect. *Longipedunculatae* Krestovsk. Ее единственный представитель — *Stachys dinteri* Launert — характеризуется малоцветковыми парциальными соцветиями, имеющими цветонос (10 мм дл.), цветоножки (5 мм дл.) и листовидные прицветники; правильной чашечкой, до половины разделенной на линейные доли (зубцы), венчиком с короткой трубкой, слабо выступающим из чашечки, а также обратнояйцевидными «орешками» (эремами), резко суженными к основанию.

Ключевые слова: систематика, *Stachys*, новая секция *Longipedunculatae*, Юго-Западная Африка.

В 1957 г. E. Launert описал *Stachys dinteri* с территории Юго-Западной Африки (Launert, 1957). В первоописании автор не указал надвидовую принадлежность вида, а лишь отметил его близость к *S. teres* Skan и *S. cuneata* Banks ex Benth., относящихся к секции *Ambleia* Benth. Основным признаком этой секции является наличие звездчатого или дендроидного опушения, которое присутствует и у *S. dinteri*. Позднее (Крестовская, 2005) в статье, посвященной изучению африканских видов секции *Ambleia*, этот вид был рассмотрен нами в ее составе. Нами также было отмечено, что ряд видов этой секции из подсекции *Brevibracteolatae* Krestovsk., и в том числе *S. dinteri*, обладают большим своеобразием, и высказали предположение, что, возможно, каждый из них следовало бы выделить в отдель-

ную монотипную подсекцию или секцию. Однако отсутствие достаточного количества репрезентативного материала (на том этапе исследования нам удалось ознакомиться только с изотипом (S!) *S. dinteri*) не позволило нам тогда этого сделать.

Впоследствии в процессе критического изучения гербарных коллекций в Гербарии Кью (K) и Музее Естественной истории (BM) по роду *Stachys* L. с территории Юго-Западной Африки нам удалось установить, что *S. dinteri* Launert действительно сильно отличается от остальных видов секции *Ambleia*. Основное отличие *S. dinteri* — наличие выраженного (10 мм дл.) цветоноса. В сочетании с присутствием выраженных (5 мм дл.) цветоножек и листовидных прицветников парциальное соцветие и все соцветие в целом выглядит весьма своеобразно и отличается от всех других видов *Stachys*. В секции *Ambleia* только 2 вида имеют цветонос: это *S. jijigaensis* Sebsebe из подсекции *Brevibracteolatae* и *S. caffra* E. Mey. ex Benth. из подсекции *Fruticosae* Krestovsk. Но у этих видов цветонос короткий (до 5 мм). По остальным признакам они вполне укладываются в морфологические границы секции *Ambleia*. *S. dinteri*, помимо перечисленных выше особенностей, сильно отличается чашечкой, наполовину или немного больше рассеченной на линейные доли без явно выраженных заострений, венчиком с короткой трубкой, лишь слегка выдающимся из чашечки, а также обратнояйцевидными «орешками» (эремами), резко суженными к основанию. Таким образом, на основе всех перечисленных выше особенностей стало очевидным, что *S. dinteri* заслуживает отнесения к отдельному надвидовому таксону, который мы описываем здесь в ранге новой секции.

Приводим описание этой секции.

Stachys sect. Longipedunculatae Krestovsk. sect. nov. — *Stachys* L. sect. *Ambleia* Benth., 1834, Lab. Gen. Sp.: 558, p. p.; Крестовск., 2005, Бот. журн. 90, 9 : 1453, p. p., quoad *S. dinteri*.

Suffruticulus 20—40 mm alt., valde ramosus, stellato floccosus. Folia sessilia obovata vel ovali-obovata, rugosa, basi cuneata, margine crenata. Inflorescentia laxae, verticilli plerumque biflores. Flores pedunculati. Pedunculi 8—10 mm lg. Pedicelli 5—6 mm lg. Bracteolae lanceolatae, 10 mm lg., 2 mm lt. Calyx regularis, ad medium in lacinias (dentes) linearibus quinquefidus. Corolla purpurea, calycem leviter superans. Stamina dimidio labio superiore aquantes. Nuculae (eremi) obovoideae 1.5—2 mm lg. basi abrupte angustae.

Typus: *S. dinteri* Launert.

Sectio monotypica.

Полукустарничек 20—40 см выс., сильно ветвистый, с звездчато-хлопьевидным опушением. Листья сидячие обратнояйцевидные или эллипсоидально-обратнояйцевидные, морщинистые, в основании клиновидные, по краю городчатые. Соцветия рыхлые, мутовки чаще двухцветковые. Цветки на цветоносах 8—10 мм дл. Цветоножки 5—6 мм дл. Прицветники ланцетовидные, 10 мм дл., 2 мм шир. Чашечка правильная, до середины на доли (зубцы) пяти надрезанная. Венчик красно-пурпурный, немного превышающий чашечку. Тычинки равны половине верхней губы. Орешки (эремы) обратнояйцевидные, 1.5—2 мм дл., резко суженные к основанию.

Тип: *S. dinteri* Launert.

Монотипная секция.

S. dinteri Launert, 1957, in Mitt. Bot Staatsamml. München 16 : 313; Launert a. Schreiber, 1969, in Prodr. Fl. Sudwest Afr. 123 : 30; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 72.

Описан из Юго-Зап. Африки (Намибия); typus: «South West Africa, Namibia, Maltahohe district, Tourlossie, 25 XII 1934, N 8285, M. K. Dinter» (holotypus: M, isotypus: S!).

Вдоль высохших ручьев и на пересохших руслах рек в горах. — Центральная Намибия.

S. dinteri — эндемик Намибии, распространен только в горах в районах Maltahohe и Luderitz, включен в «Красную книгу Южной Африки» (Golding, 2002). Возможно, близок к *S. cuneata* Banks ex Benth. из секции *Ambleia*, от которого отличается парциальными соцветиями, имеющими цветонос, а также звездчато-хлопьевидным, а не звездчато-войлочным опушением, листьями, имеющими выраженную зубчатость по краю, а также короткой (5 мм дл.) трубкой венчика.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность Dr. Raymond M. Harley (K) за предоставленную возможность посетить Гербарий Кью и помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Крестовская Т. В. О видах секции *Ambleia* рода *Stachys* (*Lamiaceae*) во флоре Африки // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 9. С. 1445—1462.

Golding I. S. (ed.). Southern African Plant Red Data lists // Southern African Botanical Diversity Network Report. Pretoria. 2002. N 14. 237 p.

Launert E. Neue Arten und Erstfunde aus Sudwestafrica // Mitt. Bot. Staatssaml. München. 1957. H. 16. S. 306—316.

SUMMARY

The new monotypic section *Longipedunculatae* Krestovsk. of *Stachys* from South-West Africa (Namibia) is described. Its most important character is the long (8—10 mm) peduncle. This section is also characterised by inflorescence of pedunculate 2(–4)-flowered cymes, actinomorphic calyx with long (as the tube) linear lobes, corolla with short tube, only slightly exserted from calyx, and obovoid nutlets sharply narrowed to the base.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (479)

© Н. Н. Портениер

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

N. N. PORTENIER. FLORISTIC RECORDS IN THE WESTERN CAUCASUS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: portenier@mail.ru
Поступила 16.02.2006

Сообщается о нахождении на территории Зеленчукского р-на Карачаево-Черкесской Республики 6 редких видов цветковых растений, из них *Jurinea venusta*, *Psephellus buschiorum* и *Carex rupestris* приводятся впервые для Уруп-Тебердинского флористического района Западного Кавказа, а для *Stelleropsis caucasica*, *Thymus majkopensis*, *Jurinea woronowii* указываются новые местонахождения.
Ключевые слова: цветковые растения, Западный Кавказ, флористические находки.

В ходе полевых флористических исследований на Западном Кавказе, проводимых в рамках работ по созданию «Конспекта флоры Кавказа», удалось посетить места, которые мало обследовались ботаниками, что позволило сделать ряд флористических находок, расширивших наши представления об ареалах многих видов; о наиболее интересных находках и сообщается в данной статье. Все цитируемые гербарные материалы собраны на территории Зеленчукского р-на Карачаево-Черкесской Республики (Уруп-Тебердинский флористический район) и хранятся в Кавказском секторе Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН РАН) (LE). Флористические районы приняты согласно районированию Кавказа, разработанному А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991; Конспект..., 2003).

Thymelaeaceae

Stelleropsis caucasica Pobed. — Водораздел рек Большой Зеленчук и Маруха, около 7 км на юго-восток от пос. Нижний Архыз, скальные обнажения на склоне южной экспозиции, обращенном к р. Маруха, трещины и выступы скал (вместе с *Thymus majkopensis* Klok. et Shost.), alt. ca. 2300 m. s. m., 14 VII 2003, № 317, Д. В. Гельтман, Н. Н. Портениер. Эндемик Большого Кавказа, редкий реликтовый вид, внесен в Красную книгу РСФСР (Михеев, 1988), известен всего из нескольких местонахождений: горы Баранаха, Башкирка (Лафишев, 1979а, б) и Кумбаши (Лафишев, цит. соч.; Галушко, 1980), в бассейне р. Хасаут (locus classicus), близ селений Верхний Чегем (LE!) и Безенги (Портениер, 1989). За пределами Российской Федерации известно только 1 местонахождение на территории Грузии — в Мтиулети (Шхиян, 1962). Все до сих пор известные местонахождения с территории российской части Кавказа приурочены к Скалистому хр. и прилежащим районам Се-

верной депрессии, тогда как на водоразделе рек Б. Зеленчук и Маруха стеллеропсис встречается на отрогах Бокового хр., и данное местонахождение удалено от ближайших мест обитания более чем на 40 км в глубь гор. Интересно и то, что здесь этот вид обитает на высоте около 2300 м над ур. м., тогда как ранее известные места произрастания лежат на высотах 1300—1800 м над ур. м. (Михеев, 1988), в районе селения Безенги стеллеропсис поднимается приблизительно до 1850 м над ур. м. Следует также отметить, что на водоразделе рек Б. Зеленчук и Маруха стеллеропсис растет вместе с другим относительно редким видом, эндемиком западной части Северного Кавказа *Thymus majkopensis* (гербарный сбор № 315), ареал которого, согласно гербарным материалам БИН (LE), простирается от Фишт-Оштенского горного массива (гора Житная и др.) в Бело-Лабинском флористическом районе Западного Кавказа до горы Малый Бермамыт на границе Западного и Центрального Кавказа. Для этого вида данное местонахождение также является новой точкой; ближайшие ранее известные места его произрастания находятся в верховьях р. Уруп (горы Ацгара, Чилик-Скала и др.).

Asteraceae

Jurinea venusta Iljin. — Водораздел рек Большой Зеленчук и Маруха, около 5 км на юго-восток от пос. Нижний Архыз, каменистые придорожные откосы в поясе субальпийских лугов, alt. ca. 2100 m. s. m., 14 VII 2003, № 291, Д. В. Гельтман, Н. Н. Портениер; там же, около 7 км на юго-восток от пос. Нижний Архыз, щебнистый склон юго-восточной экспозиции, в поясе альпийских лугов (вместе с *Jurinea woronowii* Iljin), alt. ca. 2300 m. s. m., координаты: 43°39′22″ с. ш., 41°24′58″ в. д., 14 VII 2003, № 316-б, они же; там же, около 14 км на северо-восток от пос. Архыз, гора Пастухова, щебнистый альпийский луг на относительно пологом склоне восточной экспозиции, alt. ca. 2300 m. s. m., 29 VII 2003, № 487, Н. Н. Портениер. Этот локальный эндемик западной части Большого Кавказа для Уруп-Тебердинского флористического района приводится впервые; до сих пор он был известен только из двух довольно удаленных друг от друга местонахождений: одно — в верховье р. Малая Лаба (locus classicus) в Бело-Лабинском флористическом районе Западного Кавказа, другое — на хр. Аибга в Туапсе-Адлерском районе Западного Закавказья (Чернева, 1994, 2000; Портениер, Солодько, 2002). На водоразделе рек Большой Зеленчук и Маруха этот вид довольно широко распространен и играет существенную роль в сложении луговых сообществ. Интересно отметить, что местами *J. venusta* обитает здесь совместно с другим очень близким видом *J. woronowii*.

J. woronowii Iljin. — Водораздел рек Большой Зеленчук и Маруха, около 7 км на юго-восток от пос. Нижний Архыз, щебнистый склон юго-восточной экспозиции, в поясе альпийских лугов (вместе с *Jurinea venusta*), alt. ca. 2300 m. s. m., координаты 43°39′22″ с. ш., 41°24′58″ в. д., 14 VII 2003, № 316-а, Д. В. Гельтман, Н. Н. Портениер. Этот вид является локальным эндемиком Уруп-Тебердинского флористического района и до сих пор был известен только из верховий рек Уруп и Кяфар (Чернева, 1994, 2000). Местонахождение *J. woronowii* на водоразделе рек Б. Зеленчук и Маруха удалено приблизительно на 15 км от известных ранее и несколько расширяет представление о распространении этого узкоареального вида. Следует заметить, что на горе Ацгара встречается как *J. woronowii*, так и очень близкий, тоже локальный эндемичный вид *J. iljinii* Grossh., который, вероятно, также встречается и на водоразделе рек Б. Зеленчук и Маруха, но пока не собирался. На хр. Аибга

J. venusta встречается довольно часто, а *J. iljinii* редко и, вероятно, на иных горных породах (Портениер, Солодько, 2002). По морфологическим признакам *J. iljinii* (листья прикорневой розетки смешанные: цельные и перистораздельные), вероятно, представляет собой промежуточную форму между *J. woronowii* (все листья цельные) и *J. venusta* (все листья перисторассеченные).

Psephellus buschiorum Sosn. — Левый борт ущелья р. Большой Зеленчук выше пос. Нижний Архыз, пояс хвойно-широколиственных лесов, выступы скал, экспозиция южная, alt. ca. 1400 m. s. m., координаты: 43°39′21″ с. ш., 41°23′29″ в. д., 15 VII 2003, № 341, Д. В. Гельтман, Н. Н. Портениер. Этот эндемик западной части Большого Кавказа для Уруп-Тебердинского флористического района приводится впервые. Местонахождение этого вида в бассейне р. Б. Зеленчук является крайней восточной точкой его ареала. До сих пор псефеллюс Бушей был известен только в бассейнах рек Гега и Юпшара в Абхазии и в бассейнах рек Белая и Лаба в Бело-Лабинском флористическом районе (Михеев, 1996), *P. buschiorum* является одним из самых обособленных видов в роде. А. Д. Михеев (1996) рассматривает его как «явный систематический реликт колхидского корня» и совершенно справедливо выделяет этот вид в особую монотипную секцию Buschiani Mikheev.

Cyperaceae

Carex rupestris All. — Водораздел рек Большой Зеленчук и Маруха, около 7 км на юго-восток от пос. Нижний Архыз, щебнистый склон (вместе с *Kobresia persica* Kük. et Bornm.), alt. ca. 2300 m. s. m., 14 VII 2003, № 325, Д. В. Гельтман, Н. Н. Портениер. Этот циркумбореальный вид на Кавказе редок и, вероятно, является здесь плейстоценовым реликтом. Согласно Т. В. Егоровой (1991, 1999), *C. rupestris* до сих пор был известен на Кавказе всего из двух местонахождений: одно — на Западном Кавказе в верховьях р. Кубань (р. Кильян-су), а другое — на Восточном Кавказе, в бассейне р. Терек (г. Ацунта в верховье р. Аргун). Местонахождение *C. rupestris* на водоразделе рек Б. Зеленчук и Маруха является крайней западной точкой его кавказской части ареала.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю благодарность Т. В. Егоровой, А. Д. Михееву и О. В. Черневой за консультации и помощь в определении гербарных материалов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. 351 с.

Егорова Т. В. Обзор родов *Kobresia* и *Carex* (*Cyperaceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1735—1749.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Конспект флоры Кавказа / Отв. ред. академик А. Л. Тахтаджян / Ред. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова. СПб., 2003. Т. 1. 204 с.

Лафишев П. И. К флоре петрофитов западной части Скалистого хребта // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1979а. Вып. 3. С. 92—95.

Лафишев П. И. Список петрофитов западной части Скалистого хребта (Эльбрусский округ) // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1979б. Вып. 3. С. 96—100.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Михеев А. Д. Стеллеропсис кавказский — *Stelleropsis caucasica* Pobed. (*Thymelaeaceae*) // Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. С. 429.

Михеев А. Д. Обзор видов рода *Psephellus* (*Asteraceae*) Северного Кавказа и Западного Закавказья // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 110—118.

Портениер Н. Н. К изучению редких видов растений в Кабардино-Балкарском заповеднике // Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды КБАССР: Тез. докл. науч.-практич. конф. «Экология — 1». Нальчик, 1989. С. 91—92.

Портениер Н. Н., Солодько А. С. Дополнения к флоре Российского Западного Закавказья // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 123—130.

Чернева О. В. Обзор видов рода *Jurinea* (*Asteraceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 114—126.

Чернева О. В. Критический обзор видов секции *Neobellae* Nemirova рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2000. Т. 32. С. 169—177.

Шхиян А. С. *Thymelaeaceae* Adans. — Волчниковые / А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. Изд. 2-е, перераб. и доп. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 212—220.

SUMMARY

The records of 6 rare angiosperm plant species in the Zelenchuk district of the Karachai-Circassian Republic are reported, of them *Jurinea venusta*, *Psephellus buschiorum* and *Carex rupestris* are listed for the first time for the Urup-Teberda floristic district of the Western Caucasus, and the new data on the distribution of *Stelleropsis caucasica*, *Thymus majkopensis*, *Jurinea woronowii* are presented.

УДК 582.736 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 10

© К. К. Вилконис

О НАХОДКЕ *ORNITHOPUS PERPUSILLUS* (*FABACEAE*) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЛИТВЕ

K. K. VILKONIS. ON THE RECORD OF *ORNITHOPUS PERPUSILLUS* (*FABACEAE*) IN THE CENTRAL LITHUANIA

Шяуляйский университет
ул. Vytauto 67-62, LT-77149 Šiauliai, Литовская Республика
E-mail: k.v@osf.su.lt
Поступила 19.04.2004
Окончательный вариант 09.02.2006

Первые сведения о произрастании *Ornithopus perpusillus* в Литве опубликованы в 1898 г.; вид был обнаружен на территории Клайпедской гавани на единственном участке — куче судового балласта. В 1998 гг. вид был найден на Куршской косе рядом с селением Нида и в 2000 г. еще в двух местах — в районе Приенай, почти в центре страны. Приведены данные по экологии, структуре сообщества, особенностям среды обитания и распространению вида. Показано, что *Ornithopus perpusillus* на Куршской косе и в районе Приенай является аборигенным растением.

Ключевые слова: *Ornithopus perpusillus*, сообщества, распространение, Литва.

Ornithopus perpusillus L. — вид атлантического распространения, произрастающий на севере Алжира, Бельгии, на Британских островах, в Ирландии, Дании, Франции, Португалии, Германии, Испании, Италии, Нидерландах, Польше, Молдове, России (Калининградская обл.), Румынии, Швеции, Швейцарии и на Украине (Wiersema, 1990). В Эстонии вид найден на о-ве Hiummaa, где он считается ад-



Распространение *Ornithopus perpusillus* в северо-восточной части ареала.
1 — местные растения, *2* — адвентивные растения.

вентивным растением (Tabaka et al., 1996). На Украине вид растет около Днепропетровска и Херсона. В России вид известен и рассматривается как адвентивный в самом северном пункте его произрастания — в окрестностях С.-Петербурга (Васильева, 1987) и в окрестностях Калининграда — около 1.5 км к востоку от железнодорожной станции Ладушкино (Андронова, Кученева, 1978).

Ornithopus perpusillus растет и в естественных, и в антропогенных экотопах. В центральной части ареала вид обычно растет в естественной среде обитания: на песчаных лугах, суходольных пастбищах, зарастающих песчаных пустырях, в сухих сосновых лесах и особенно на опушках, а на границе своего распространения имеет тенденцию расти в антропогенных экотопах: на полях и залежах, песчаных обочинах, на свалках мусора.

Впервые в литве *Ornithopus perpusillus* был отмечен J. E. Gilibert, 1782, но его указание относится к исторической территории Литвы, и место произрастания вида было вблизи г. Гродно, на современной территории Белоруссии. На территории Литвы вид был обнаружен под городом Клайпеда, в порту на куче песка и щебня, служившего балластом судна (Abromeit et al., 1898). Работы по литовской флоре (Snarskis, 1954, 1968; Lekavičius, 1989) учитывают и включают только 1 вид *Ornithopus* L. — *O. sativus* Brot. A. Stancevičius (1971) подчеркнул, что кроме данных Абромейта (Abromeit et al., 1898) других указаний о нахождении *O. perpusillus* в Литве не было. Гуджинскас включил *O. perpusillus* в список адвентивных видов (Gudžinskas, 1999), так как не было никаких образцов этого вида в важнейших гербариях Литвы (BILAS, WI).

Недавно *Ornithopus perpusillus* был найден в Литве в трех местах: на Куршской косе (Kuršių nerija) около 1.5 км к югу от селения Нида (Nida) (3 VIII 1998, Й. Станкявичуте) (Stankevičiūtė, 2002) и в двух местах почти в центре страны — к югу от города Каунас, около селений Пошвянтис и Поцюнай (Pošventis ir Pociūnai) в районе Приенай (Prienū) 10 VII 2000 г., В. Стуконис, залежь у соснового леса и 14 VIII 2000 г., К. К. Вилконис, по обеим сторонам соснового бора на су-

ходольном песчаном пастбище. Гербарные образцы хранятся в Институте ботаники (BILAS) АН Литовской Республики и в гербарии Шяуляйского университета.

На Куршской косе *O. perpusillus* растет на песчаном лугу в сообществе *Aira praecox*, *Anthoxanthum odoratum*, *Calluna vulgaris*, *Carex arenaria*, *Danthonia decumbens*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Hieracium umbellatum*, *Melampyrum nemorosum*, *Peltigera canina*, *Peplis portula*, *Pilosella officinarum*, *Poa pratensis*, *Radiola linoides*, *Rumex acetosella*, *Vicia angustufolia*, *V. lathyroides* (Stankevičiūté, 2002).

Оба участка с *O. perpusillus* в центральной Литве также находятся на песчаных почвах. Один из них — запущенное, залежное поле, граничащее с сосняком, и другой — суходольное пастбище с низкой травой и редким кустарником — рядом с лесистой местностью, переходящей в сосновый бор. Травяное покрытие составляют *Aira praecox*, *Carex arenaria*, *Danthonia decumbens*, *Deschampsia flexuosa*, *Peplis portula* и *Radiola linoides*, *Vicia lathyroides* здесь отсутствует. Возле обоих участков растут *Calluna vulgaris* и *Juniperus communis*.

По всей вероятности, *O. perpusillus* является в Литве аборигенным видом, поскольку его условия произрастания здесь сходны с таковыми в областях основного распространения этого растения. Местонахождения в центральной Литве являются самыми восточными в ареале вида в Литве. Последовательные изменения в растительности этих песчаных территорий, вероятно, приведут к увеличению количества древесных видов и к потери открытой травянистой среды обитания. Сохранение *Ornithopus perpusillus* в Литве нуждается в защите, долгосрочном мониторинге и исследовании. Участок соснового леса с прилегающими к нему открытыми площадями со сторон деревень Пошвянтис и Поцюнай (Pošventis ir Pociūnai) следует объявить заповедником в составе Регионального парка (Nemuno kilpų regioninis parkas).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова Н. Н., *Кученева Г. Г.* Локальное местообитание *Ornithopus perpusillus* L. в Калининградской области / Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. № 1. С. 134—135.

Васильева Л. И. Род сераделла — *Ornithopus* L. / Под ред. Ан. А. Федорова. Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 125—126.

Abromeit J., *Jentzcsh A.*, *Vogel G.* Flora von Ost- und Westpreussen. Berlin, 1898. T. 1.

Gilibert J. E. Flora Lituanica inchoata, seu enumeratio plantarum quas circa Grodnam collegit et determinavit Joannes Emmanuel Gilibert. Grodno, 1782. Vol. 2.

Gudžinskas Z. Conspectus of alien plant species of Lithuania. 10. *Fabaceae* // Bot. Lithuan. 1999. Vol. 5. (2). P. 103—114.

Lekavičius A. Vodovas augalams pazinti. Vilnius, 1989. P. 170—175.

Snarskis P. Vadovas LTSR augalams pazinti. Vilnius, 1954.

Snarskis P. Vadovas Lietuvos augatams parzinti. Vilnius, 1968.

Stancevičius A. Šeima *Fabaceae* / Ed. by M. Natkevicaite-Ivanauskiene. Lietuvos TSR flora. Vilnius, 1971. T. 4. P. 401—402.

Stankevičiūte J. *Ornithopus perpusillus* Lietuvoje // Bot. Lithuan. 2002. Vol. 4. P. 3—9.

Tabaka L., *Krall H.*, *Jankevičiene R.* Addenda to *Fabaceae* Lindl. // Kuusk V., Tabaka L., *Jankevičiene R.* (eds). Flora of the Baltic countries. Tartu, 1996. T. 2. P. 161.

Vilkonis K. K. Lietuvos žaliasis rūbas. Kaunas, 2001. P. 173.

Wiersema J. H., *Kirkbride J. H.*, *Gunn C. R.* Legume (*Fabaceae*) Nomenclature in the USDA Germplasm System. // U. S. Department of Agriculture, Technical Bulletin. 1990. N 1757.

SUMMARY

Ornithopus perpusillus was reported for the first time in Lithuania in 1898. 100 years after, in 1998 the species was found on the Lithuanian seacoast, and in 2000 in the Central Lithuania. Botanists have different opinions on the status of the species. The ecology and chorology of *O. perpusillus* and its status are discussed in the paper.

O. perpusillus is an euoceanic species. Its range covers the oceanic region of Europe, Lithuania and its seacoast being also a part of the region. On the other hand, the range of *O. perpusillus* (Sweden, Denmark, Poland, Germany, Switzerland, the Netherlands, England) as well as the territory of Lithuania is located in the temperate zone, i. e. the main conditions influencing the species distribution are similar. Throughout the distribution area, *O. perpusillus* settles on sandy grasslands, in eroded slopes of rivers, in dry pine forests and their open glades. The descriptions of the habitats in Kaliningrad Region, Poland, Germany are similar to those in Lithuania.

The habitats of *O. perpusillus* described in the Curonian Spit near Nida and in the Central Lithuania near Kaunas-Prienai, according to its chorology and ecology, do not differ from those described in other parts of its distribution area. The fact supports the opinion that *O. perpusillus* is a native species, and the locality (the Curonian Spit, Poshventis, Pociunai) appears to be situated apart to the east of the main distribution area.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© С. Г. Жилин

ПАМЯТИ ПАЛЕОБОТАНИКА ИГОРЯ ВИКТОРОВИЧА ВАСИЛЬЕВА (1921—2005)

S. G. ZHILIN. IN MEMORIAM: THE PALAEOBOTANIST IGOR' VICTOROVICH VASSILJEV (1921—2005)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 346-37-46
E-mail: sgzhilin@yandex.ru
Поступила 06.06.2006

Игорь Викторович Васильев родился на о-ве Русский (окрестности Владивостока) 18 октября 1921 г. По обстоятельствам того времени, родителям, видимо, негде было получать свидетельство о рождении сына, и оно было официально оформлено лишь в 1930 г. в самом Владивостоке. Родители его занимались изучением природы (мать, Мария Константиновна, урожденная Пастухова, 1903—1988, имела среднее медицинское образование) и регулярно участвовали в экспедициях как геоботаники и лесоводы на обширных пространствах Дальнего Востока и Чукотско-Анадырского края. Видимо, привычка с детства к постоянным путешествиям с родителями по тайге и болотам (он даже не учился в школе до переезда в Ленинград в 1934 г., но сразу же стал отличником) привила И. В. все обычные навыки путешествующего человека. Так что начальное образование он получил в общении с природой, со спутниками по путешествиям, прежде всего с родителями. К книге в его семье было всегда очень почтительное отношение, свидетельством чему являлась большая домашняя библиотека.

После окончания средней школы в 1939 г. И. В. поступил в Ленинградский государственный университет (ЛГУ), собираясь стать специалистом по современной флоре, но, заранее зная, что осенью его призовут в армию. Так и случилось.

Военная служба И. В. началась в Ленинградском военном округе, где он прошел как курсант обучение в полковой школе младшего комсостава (октябрь 1939—декабрь 1940 г.) и в качестве связиста, сержанта, командира отделения участвовал в Великой Отечественной войне. Как участник войны и блокады Ленинграда он получил в течение жизни большое количество медалей, а в 1985 г. — орден Отечественной войны II степени.

После демобилизации в октябре 1945 г. Игорь Викторович был восстановлен студентом на первом курсе биологического факультета Ленинградского университета. Через 5 лет он стал ботаником, с отличием закончив курс обучения на кафедре морфологии и систематики растений (заведующий чл.-кор. АН СССР Б. К. Шишкин), успешно защитив дипломную работу «Обзор берез Кавказа» (1950 г., научный руководитель — профессор, чл.-кор. АН Армянской ССР А. Л. Тахтаджян). Поступив в том же году в аспирантуру Ботанического института им. В. Л. Комаро-



Рис. 1. И. В. Васильев в рабочем кабинете (ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург, март 2002 г.).

ва (БИН) АН СССР, он за 3 года подготовил и защитил с оценкой «отлично» кандидатскую диссертацию «Липы СССР» (декабрь 1953 г). Хотя его неофициальным руководителем по систематике растений всегда был его отец, профессор Виктор Николаевич Васильев (1890—1987), известный ботаник, таксономист и фитогеограф, разумеется, были и официальные руководители (И. В. Новопокровский, скончавшийся до завершения работы над диссертацией, и Б. К. Шишкин). За университетские годы и годы аспирантуры Игорь Викторович совершил ряд экспедиционных поездок для сбора гербария. В 1948 г. он ездил в Азербайджан в одной экспедиции с акад. А. А. Гроссгеймом и М. Э. Кирпичниковым. В 1952 г. состоялась его новая поездка в Азербайджан. На этот раз — конкретно в Талыш. Затем были сборы гербария в Жигулях, в Башкирии, и, наконец, в «Столбах» под Красноярском (сборам в «Столбах» была посвящена особая статья (1953)) . Он проявил себя в этих экспедициях настойчивым и умелым путешественником, настоящим «охотником за растениями». Из него, прошедшего трудные годы войны и армейской службы (семь лет, это ведь немало), сформировался хороший систематик высших растений. Но судьбе было угодно повернуть линию его жизни еще раз. Ему, уже кандидату биологических наук, специалисту по современной флоре в январе 1954 г. было предложено занять вакантное место палеоботаника, старшего научного сотрудника в Отделе палеонтологии и стратиграфии Всесоюзного геологического института (ВСЕГЕИ). Фактически это было место, освободившееся после кончины в ноябре 1953 г. знаменитого палеоботаника, ботаника и геолога Африкана Николаевича Криштофовича (1885—1953), который имел в последние годы основным местом работы отдел палеоботаники Ботанического института (БИН).

И. В. начал работу во ВСЕГЕИ с третичных флор Тургая и Северного Приаралья, но не пропускал и меловые, благо они тут же, в Центральном и Западном Казахстане, встречались в виде отпечатков листьев в обнажениях меловых толщ. С годами довелось ему заниматься и более древними мезозойскими флорами, юрскими и триасовыми.



Рис. 2. И. В. Васильев, сентябрь 1979 г.

И. В. занимался вначале третичными и меловыми флорами Западного и Центрального Казахстана, а также третичными флорами Западной Сибири, а, кроме того, выполнял определения присылаемых ему коллекций из многих других территорий бывшего СССР (Украины, Белоруссии, Таджикистана, Армении, Дальнего Востока). Он целый год работал во Вьетнаме (1967—1968 гг.), занимаясь третичными флорами. За палеоботаническую работу во Вьетнаме он был удостоен «Медали советско-вьетнамской дружбы» (1968) и ордена Трудового Красного Знамени (1973). Позднее 3 года провел в Иране (1980—1983 гг.), работая с юрскими и триасовыми флорами, а еще через десятилетие переключился на дальневосточные третичные флоры.

И. В. в конце трехлетия пребывания в Тегеране создал монументальный многостраничный отчет с изображением вымерших растений под названием «Стратиграфия триасово-юрских отложений Северного и Центрального Ирана на основании палеоботанического анализа», к сожалению оставшийся неопубликованным.

51 год проработал И. В. во ВСЕГЕИ. Официальная работа закончилась для И. В. в 1994 г., когда ему исполнилось 73 года. Но он приходил в своей кабинет и продолжал трудиться за привычным рабочим столом, рядом со своей видовой картотекой ископаемых растений практически до последней недели своей жизни. Он много сделал для «Реферативного журнала», им были написаны сотни рефератов по палеоботанике.

Составление видовой картотеки вымерших видов было непременным (и почти ежедневным) делом всей его научной жизни. Эта много лет составлявшаяся картотека передана теперь его вдовой в Лабораторию палеоботаники БИН РАН.

Последнее десятилетие его добровольной безоплатной работы было посвящено изучению дальневосточных третичных флор, проводимого совместно с палеоботаником А. Г. Аблаевым (Владивосток, Тихоокеанский океанологический институт ДВО РАН). Им изучались миоценовые флоры, а также олигоценовые и палеоценовые. К их исследованию привлекались, кроме того, корейские и китайские специалисты. В результате этих совместных работ было издано 4 монографии (1993, 1994, 1998, 2005). И. В. занимался прежде всего таксономическими исследования-



Рис. 3. Палеоботаники И. В. Васильев, Златко Квачек (Прага) и С. Г. Жилин перед зданием ВСЕГЕИ. Ленинград, октябрь 1990 г. (Photo by E. Knobloch).

ми. Совместно с Аблаевым им было описано за эти годы несколько новых таксонов (видов и разновидностей). К сожалению, Игорю Викторовичу не удалось увидеть напечатанной последнюю свою книгу. Она пришла в С.-Петербург через неделю после его кончины (скончался 3 октября 2005 г.).

Игорь Викторович всю свою палеоботаническую жизнь был тесно связан с Ботаническим институтом, почти еженедельно посещая Гербарий, определяя в нем новые присылаемые ему гербарные сборы, липы (*Tilia*) и естественно, общаясь с коллегами палеоботаниками. Светлая память о нем навсегда останется у его друзей и коллег.

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ ИГОРЯ ВИКТОРОВИЧА ВАСИЛЬЕВА (1951—2005)

1951. Обзор берез Кавказа // Бот. журн. Т. 36. № 6. С. 607—621.

1953. Липы СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 20 с.

Новые данные о липе в окрестностях Красноярска // Бот. журн. Т. 38. № 5. С. 737—742.

1955. Новые виды рода *Tilia* // Ботан. материалы Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. Т. 16. С. 263—272.

1958. Липовые — *Tiliaceae* Juss. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л. Т. 4. С. 659—726.

1959. Третичная флора и стратиграфия континентальных третичных отложений Тургайской впадины // Информационный сб. ВСЕГЕИ. № 14. Л. С. 67—68.

1960. Материалы к палеогеографии и истории развития флоры и растительности Тургайского прогиба в палеогене // Информационный сб. ВСЕГЕИ. № 24. Л. С. 59—66.

Отпечатки растений из неогеновых отложений Белоруссии // Док. АН СССР. Т. 132. № 1. С. 175—177.

Позднемеловые и палеогеновые флоры Западного Казахстана // Вопросы ботаники. Вып. 3. Л. С. 110—111. (Совместно с Е. П. Бойцовой).

Растительные остатки из позднемеловых и палеогеновых отложений Западного Казахстана и их стратиграфическое значение // Дочетвертичная микропалеонтология / Докл. советских геологов к XXI сессии Международного геологического конгресса. М. С. 236—239. (Совместно с Е. П. Бойцовой).

1961. К систематике и географии берез // Бот. матер. Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. Т. 21. С. 93—103.

О границах и объеме олигоцена в Тургайском прогибе и Северном Приаралье (по палеоботаническим данным) // Матер. ВСЕГЕИ. Вып. 43. С. 45—52. (Совместно с Е. П. Бойцовой и Н. К. Овечкиным).

Остатки растений из триасовых, юрских, меловых, палеогеновых и неогеновых отложений Тургайского прогиба и Северного Приаралья // Информационный сб. ВСЕГЕИ. № 44. Л. С. 126—127. (Совместно с Е. П. Бойцовой, В. П. Владимирович, Г. М. Романовской).

Отпечатки листьев *Nelumbo* из третичных отложений Казахстана // Палеонтол. журн. № 1. С. 139—143.

Сем. Липовые (*Tiliaceae*) // Флора Ленинградской области. Т. 3. С. 171—173.

Списки определенных растений в работе А. Г. Бер: «О выделении антопольской свиты миоцена в Белоруссии» // Информационный сб. ВСЕГЕИ. Л. № 43. С. 88—89.

Стратиграфия и флора мезозойских и третичных отложений Тургайского прогиба и Северного Приаралья // Информационный сб. ВСЕГЕИ. № 49. С. 113—114. (Совместно с Е. П. Бойцовой, В. П. Владимирович, Г. М. Романовской).

1963. *Amuriella* Prynada, 1956 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 124.

Bureja Prynada, 1956 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 124.

Heilungia Prynada, 1956 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 124.

Agathis Salisbury, 1805 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 241—242. (Совместно с В. А. Вахрамеевым).

Araucaria Jussieu, 1789 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 242—243.

Cephalotaxus Siebold et Zuccarini, 1842 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 260—261.

Taxus L., 1753 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 261—262. (Совместно с А. И. Турутановой-Кетовой, И. А. Шилкиной).

Torreya Arnott, 1838 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 263. (Совместно с А. И. Турутановой-Кетовой, Э. Н. Кара-Мурзой).

Семейство *Betulaceae* S. F. Gray, 1821 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 477—481. (Совместно с Н. Д. Мчедлишвили и И. А. Шилкиной).

Семейство *Tiliaceae* A. L. De Jussieu, 1789 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 519—524. (Совместно с А. Н. Гладковой).

Семейство *Simaroubaceae* De Candolle, 1811 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. С. 560—561. (Совместно с А. Н. Гладковой).

1964. О находке остатков растений в палеогеновых отложениях южного склона Гиссарского хребта // Докл. АН Тадж. ССР. Т. 7. № 7. С. 34—37. (Совместно с М. З. Пулатовой и К. В. Бобковым).

Палеобиогеографические схемы // Дополнения к условным обозначениям и методическим указаниям по составлению атласа палеогеографических карт СССР. М. С. 21—24. (Совместно с О. Л. Эйнор, В. А. Вахрамеевым, Р. Ф. Геккером, И. М. Покровской, Г. П. Радченко, А. И. Жамойдой, Г. Я. Крымгольцем, В. Н. Верещагиным).

1965. Вопросы методики корреляции разнофациальных отложений на примере палеогена Тургайского прогиба, южной части Западно-Сибирской низменности, Устюрта, Приаралья и Ферганской котловины // Годичная сессия ученого совета ВСЕГЕИ, 5—8 мая 1965 г. Программы и тезисы докладов. Л. С. 17—18. (Совместно с Е. П. Бойцовой, З. И. Глезер, У. Н. Мадерни, Л. В. Мироновой, И. А. Хохловой).

Флора и растительность Западной Сибири и Казахстана в палеогене // Тез. докл. к Межвед. совещ. по континентальным отложениям мезозоя и кайнозоя Советской Азии, их биостратиграфия. Л. С. 40—41.

1966. Стратиграфия и корреляция меловых континентальных отложений Приаралья // Советская геология. № 4. С. 92—103. (Совместно с Г. Г. Мартинсон, В. Г. Никитиным, Л. С. Тепловой).

Tilia caucasica Rupr., *Tilia taquetii* Schneid., *Tilia cordata* Mill. // Список растений Гербария флоры СССР. XVI. Вып. 89—94. №№ 4592—4594a—f. С. 93—102.

1967. Верхнепалеогеновые отложения Северного Устюрта и Чаграйского плато // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 123. С. 68—79. (Совместно с В. А. Броневым, Н. Н. Брызжевой, О. Н. Жежель, А. И. Коробковым, П. А. Литвиным).

Первая находка отпечатков кайнозойских растений в керне буровых скважин в Северном Вьетнаме // Dia Chât. (9)73. P. 25—26. (На вьетнамском языке). (Совместно с В. К. Головенком, Ле-Ван-Чан).

1968. Вопросы методики корреляции разнофациальных отложений на примере палеогена Тургайского прогиба, южной части Западно-Сибирской низменности, Устюрта, Приаралья и Ферганской котловины // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 143. С. 37—44. (Совместно с Е. П. Бойцовой, З. И. Глезер, У. Н. Мадерни, Л. В. Мироновой, И. А. Николаевой).

Сем. Липовые — *Tiliaceae* Juss. // Деревья и кустарники Молдавии. Вып. 3. С. 127—148.

On the legitimate name of the first of the described Tertiary species of the genus *Comptonia* (*Myricaceae*) // Taxon. Vol. 17. N 5. P. 557—558. (Совместно с S. G. Zhilin).

1969. Меловые отложения североприаральской части Арало-Кызылкумского вала // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 130. С. 38—48. (Совместно с Л. С. Тепловой).

О флоре и растительности Западной Сибири и Казахстана в палеогене (по ихнофитологическим данным) // Тр. ВСЕГЕИ. Т. 130. Нов. сер. С. 168—178.

Сопоставление континентальных нижнемеловых отложений Тургайского прогиба и Северного Приаралья // Советская геология. № 3. С. 129—134. (Совместно с Л. С. Тепловой).

1970. Новые данные о палеонтологической характеристике продуктивной толщи Болтышского месторождения горючих сланцев // Докл. АН УССР. Сер. Б. № 12. С. 1059—1061 (На украинском языке). (Совместно с Ю. И. Селиным).

Принципы ботанико-географического районирования растительного покрова прошлого на примере эоцена Средиземноморской биогеографической области // Палеонтол. журн. № 4. С. 67—80. (Совместно с Е. П. Бойцовой, Л. А. Пановой).

1971. Инструкция по описанию ископаемых растительных и животных организмов в палеонтологических работах. М.: Наука. 68 с. (Совместно с В. А. Вахрамеевым, А. Д. Григорьевой и др.).

Конспект рода *Tilia* L. // Новости систематики высших растений. Л. Т. 8. С. 202—208.

1973. Липа (*Tilia*) // Большая Советская Энциклопедия. Т. 14. С. 480.

1974. Роль палеоботаники в восстановлении климатических условий прошлого // Основы регионального изучения кор выветривания. Методические рекомендации. Л. С. 180—194. (Совместно с Д. И. Карстенс).

1975. Кайнозой Вьетнама // СССР—ДВР. (Воспоминания и статьи). М.: Наука. С. 75—84.

Новые находки фауны и флоры в продуктивной толще Болтышского месторождения горючих сланцев // Тектоника и стратиграфия. № 8. С. 72—77. (Совместно с Ю. И. Селиным).

Флористические связи Приморья и Приамурья с Северной Америкой // Тез. докл., представленных XXII Междунар. ботаническому конгрессу. 3—10 июля 1975 г. С. 125. (Совместно с А. Г. Аблаевым, П. Г. Горовым).

Paleogene floras of the Western Kazakhstan // Abstracts of the papers presented at the XII International Botanical Congress, July 3—10, 1975. P. 123.

1976. Floristic associations between East Asia and North America: a study of the ranges of some recent and fossil higher plants in Primorye, U. S. S. R. // The Palaeobotanist. Vol. 23 (1974). N 1. P. 49—54. (Совместно с A. G. Ablaev, P. G. Gorovoi).

1977. История рода *Tilia* L. как типичного представителя тургайских флор // Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие // Тез. докл. 23-й сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л. С. 10.

1978. Развитие эоценовых флор Средиземноморской биогеографической области // Тез. докл. VI Делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества, Кишинев, 12—17 сентября 1978 г. Л. С. 352—353.

Some representatives of *Anacardiaceae* and *Apocynaceae* in the Palaeogene floras of Western Kazakhstan, U. S. S. R. // The Palaeobotanist. Vol. 25 (1976). P. 543—548.

1979. К вопросу о возрасте тыкбутакской свиты // Ежегодник Всес. палеонтол. об-ва. Т. 22. Л. С. 253—271. (Совместно с Л. В. Мироновой и Р. А. Сегединым).

О так называемых глобальных экологических кризисах // Палеонтология и эволюция биосферы / Тез. докл. 25-й сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л. С. 3—4. (Совместно с А. Г. Аблаевым).

Флора и климат великого озерного неогенового этапа в Казахстане // Великий озерный этап в неогеновой истории Зауралья и его палеоландшафты. С. 73—79, 117—121.

1980. Новые виды покрытосеменных из палеогена Казахстана // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР: Растения. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 204). С. 75—78.

Новые данные по стратиграфии миоцена кольцевой морфоструктуры массива Шунак (Центральный Казахстан) // Советская геология. № 9. С. 68—73. (Совместно с В. В. Клюшкиным, Л. А. Пановой, Н. В. Толстиковой).

Новый вид *Salix* из палеогена Казахстана // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР: Растения. Л. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 204). С. 71—72.

1981. История рода *Tilia* L. // Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Л. С. 27—33.

1986. Теория и практика спорово-пыльцевого анализа. Рец. на кн.: Козяр Л. А. Методические основы спорово-пыльцевого анализа кайнозойских отложений. М.: Наука. 1985 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. Вып. 4. С. 107—110.

1988. Корреляция угольных пластов месторождения Парваде (Центральный Иран) по отпечаткам растений // Становление и эволюция континентальных биот / Тр. 31-й сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л. С. 158—169.

Материалы по угленосности кайнозоя Приморья // Литология и полезные ископаемые. № 4. С. 44—57. (Совместно с А. Г. Аблаевым, С. М. Тащи).

Мезозойская флора Ирана // Актуальные вопросы ботаники в СССР / Тез. докл. VIII Делегатского съезда Всес. бот. об-ва. Алма-Ата. С. 89.

1989. Связь и взаимодействие палеонтологии с другими науками // Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии / Тр. 33-й сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л. С. 187—194. (Совместно с Д. Л. Степановым).

Флорогенез и кайнозойская стратиграфия Дальнего Востока // Филогенетические аспекты палеонтологии / Тез. докл. 36-й сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л. С. 3—4. (Совместно с А. Г. Аблаевым).

1990. Листовые и карпологические остатки // Верхнемеловые отложения Южного Зауралья. Свердловск. С. 133—145.

1991. К вопросу о путях развития палеоэкосистем // Экосистемные перестройки и эволюция / Тез. докл. 37-й сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л. С. 18—19. (Совместно с А. Г. Аблаевым).

1993. Миоцен севера Кореи и юга Приморья (слои с Engelhardia). Владивосток: Дальнаука. 118 с., I—XXI таблица. (Совместно с А. Г. Аблаевым, Син Ен У, Лю Зин Му).

1994. Итоги изучения краскинской флоры Юго-Западного Приморья // Палеонтол. журн. № 1. С. 133—137. (Совместно с А. Г. Аблаевым).

Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток: Дальнаука. 150 с., I—XVIII таблицы. (Совместно с А. Г. Аблаевым и С. М. Тащи).

New data on Cenozoic stratigraphy in Pritumanganye, Southern Far East (Russia) // Newsl. Stratigr. Vol. 30. N. 2. P. 91—104. (Совместно с A. G. Ablaev, S. M. Tashchi).

1995. Реконструкция природных комплексов Восточно-Маньчжурского мегасвода (геоморфология, палеобиогеография, флора) // Палеобиогеография, центры происхождения и миграция организмов / Тез. докл. 41-й сессии Палеонтол. об-ва. СПб. С. 15—18. (Совместно с С. М. Тащи и А. Г. Аблаевым).

On systematic belonging of Carpites koreana fruits from northern Korea and Primorye // Documenta Naturae. N 93. P. 16—18. (Совместно с A. G. Ablaev, U. Strielger).

1996. Эволюция биоразнообразия третичных флор Приморья // Палеоботаника на рубеже столетий / Тез. докл. 42-й сессии Палеонтол. об-ва. СПб. С. 14—15. (Совместно с А. Г. Аблаевым).

1998. Дополнительные данные о третичных платанах (*Platanaceae*) Приморья // Бот. журн. Т. 83. № 12. С. 114—121. (Совместно с А. Г. Аблаевым).

Миоценовая краскинская флора Приморья. Владивосток: Дальнаука. 107 с., I—XX таблицы. (Совместно с А. Г. Аблаевым).

1999. Дополнительные материалы по третичным ландшафтам северо-запада Япономорского региона // Вопросы морфотектоники Западно-Тихоокеанской переходной зоны. Владивосток. С. 108—120. (Совместно с С. М. Тащи и А. Г. Аблаевым).

Tertiary ecosystems, Southern Far East (Russia) // XXXI Geological Congress. Abstracts, 1999. General Symposium. I. Stratigraphie. I. 5. Paleogene events, Rio de Janeiro. (Совместно с A. G. Ablaev). www.3 lioc.org.

2001. Мезозойская флора Ирана // Палеоботаника на рубеже веков: итоги и перспективы. Санкт-Петербург, 2—3 февраля 2001 г. / Тез. IV чтений памяти А. Н. Криштофовича. СПб. С. 14.

2005. Палеоген Восточного Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальнаука. 95 с., I—XI таблицы. (Совместно с А. Г. Аблаевым, Чен-Сен Ли, Ю-Фей Ван).

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANTS NAMES

(Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 10)

PLANTAE VASCULARES

Стр.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2006. VOL. 91. N 10)

«Наука»

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 10)

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 10. 1441—1600.